Zeitschrift

für

angewandte Entomologie.

Zugleich Organ der
Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie.

Herausgegeben

von

Dr. K. Escherich,
o. ö. Professor an der Universität München.

Vierzehnter Band.

Mit 1 Tafel und 200 Textabbildungen.

BERLIN
VERLAGSBUCHHANDLUNG PAUL PAREY
Verlag für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen
SW 11, Hedemannstraße 28 u. 29
1929.

Alle Rechte, auch das der Übersetzung, vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis zum vierzehnten Band.

I. Originalaufsätze.

Seite

Bodenheimer, Dr. F. S., und Klein, H. Z., Beiträge zur Kenntnis von *Marseulia dilativentris* Reiche. *(Col. Chrysom.).* (Mit 4 Abbildungen) 343

Bremer, H., Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insekten. (Mit 5 Abb.) 254

Dingler, Professor Dr. Max, *Cartodere filiformis* Gyll. und *C. filum* Aubé (Ord. Coleoptera Fam. Lathridiidae) als Schädlinge in Hefepräparaten. (Mit 1 Tafel und 24 Abbildungen) 189

Eidmann, H., Zur Kenntnis der Biologie der Roßameise *(Camponotus herculeanus* L.). (Mit 9 Abbildungen) 229

Eiser, E., Antwort auf die Bemerkung von Dr. Cohn zu der Arbeit von Arnhart: Österreichischer Lärchenhonigtau, Lärchenmanna und Lärchenhonig 227

Enderlein, Prof. Dr. Günther, Über die Klassifikation der *Stomoxinae* (blutsaugende Muscidenˋ und neue Arten aus Europa und Afrika. (Mit 15 Abb.) . 356

Flaas, van der, Über Nosematose der *Antheraea pernyi* Guér. (Mit 6 Abb.) . 501

Flachs, Dr., Experimentell-biologische Studien an Drahtwürmern 514

Hülsenberg, Versuche mit Calciumcyanid zur Bekämpfung von Gewächshausschädlingen. (Mit 1 Abbildung) 285

Kreyenberg, Joachim, Experimentell-biologische Untersuchungen über *Dermestes lardarius* L. und *Dermestes vulpinus* F. Ein Beitrag zur Frage nach der Inkonstanz der Häutungszahlen bei Coleopteren. (Mit 22 Abbildungen) 140

Lengerken, Hanns v., Zur Biologie und Schadwirkung von *Ptinus tectus* Boield. (Mit 8 Abbildungen) 450

Marcus, B. Adolf, Beiträge zur Anatomie und Biologie des Messingkäfers. *(Niptus hololeucus* Fald.) (Mit 18 Abbildungen) 417

Martini, E., Über die Kettenlinie und die Exponentialkurve überhaupt als Bilder für die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Wärme 273

Menzel, Dr. R., Über Teeschädlinge in Niederländisch-Indien und ihre Bekämpfung. IV. Zur weiteren Kenntnis des Capsidenparasiten *Euphorus helopeltidis* Ferrière. (Mit 3 Abbildungen) 86

Meunier, Karl, Experimentelles über den Schwärmtrieb und das periodische Auftreten verschiedener Aktivitätsformen beim Maikäfer *(Melolontha melolontha* L.). (Mit 19 Abbildungen und graphischen Darstellungen und 5 Tabellen) 91

Rasch, Dr. W., Der augenblickliche Stand der Ausbreitung der Blausäure in der Schädlingsbekämpfung. (Mit 1 Abbildung) 316

Ritter, Fritz, Die in Deutschlands Waldungen aufgetretenen schädlichen Insekten. Ein Literaturnachweis für die Jahre 1449—1926 540

Saupe, Rudolf, Zur Kenntnis der Lebensweise der Riesenschabe *Blabera fusca* Brunner und der Gewächshausschabe *Pycnoscelus surinamensis* L. (Mit 15 Abb.) 461

Seite

Schuckmann, Dr. W. von, Über Versuche zur praktischen Fliegen- und Mückenbekämpfung 325
Séguy, E., Etude sur le Pollenia Hasei. (10 Figures) 369
Vietinghoff-Riesch, Dr. Frhr. von, Über das Auftreten von *Eulia (Tortrix) politana* Hw. an Kiefernsämlingen. (Mit 9 Abbildungen) 529
Wasmann S. J., E., Bemerkungen zu G. Wellensteins „Beiträgen zur Biologie der roten Waldameise" 538
Weidling, Dr. Kurt, Die Beeinflussung von Eiröhrenzahl und -größe einiger Dipteren durch Hunger im Larvalstadium mit einigen Beobachtungen über die Chaetotaxis der Hungertiere und über den Einfluß verschiedener physikalischer und chemischer Einwirkungen auf den Entwicklungsgang dieser Tiere *(Calliphora erythrocephala, Stegomyia fasciata* und *Anopheles maculipennis).* (Mit 5 Abb.) 69
Wellenstein, Gustav, Beiträge zur Biologie der roten Waldameise *(Formica rufa* L.) mit besonderer Berücksichtigung klimatischer und forstlicher Verhältnisse. (Mit 21 Abbildungen) 1

II. Kleine Mitteilungen.

Die Weinbauinsekten der Kulturländer 376
Clytus lama Muls (Cerambycidae), ein bis jetzt wenig beachteter technischer Schädling an Nadelhölzern. Von Ing. Erwin Schimitschek. (Aus der Lehrkanzel für Forstschutz und forstliche Entomologie an der Hochschule für Bodenkultur in Wien.) (Mit 2 Abbildungen) 384
Epidemisches Auftreten des Hausbockes *(Hylotrupes bajulus* L.) in Lübeck. Von Prof. Dr. Steyer, Lübeck 388
Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Lepidopteren 389
Über das Generationenschema der Pflanzenläuse. Von Max Dingler, Gießen. (Mit 3 Abbildungen) 390
Personalia 393

III. Referate.

Russische Arbeiten. Besprochen von M. Klemm, Potsdam 394
Einzelreferate 403
Fr. Zweigelts Maikäferstudien. Eine kritische Besprechung mit zwei Anhängen. Von L. Rhumbler (Hann. Münden) 584

IV. Neue Literatur.

Eingesandte Literatur 409
Autorenregister 596
Sachregister 602

Band XIV, Heft 1.

Originalaufsätze.

Beiträge zur Biologie der roten Waldameise (Formica rufa L.)

mit besonderer Berücksichtigung klimatischer und forstlicher Verhältnisse.

Von

Gustav Wellenstein.

(Mit 21 Abbildungen.)

Inhalt.

Seite

A. Einleitung 2
I. Vorwort 2
II. Das Beobachtungsgebiet 2
1. Geographische Verhältnisse 2
2. Geologische Verhältnisse 3
3. Meteorologische Verhältnisse 3
4. Bioklimatische Verhältnisse 4
B. Hauptteil 7
Vorbemerkungen 7
I. Entwicklung der roten Waldameise und ihre Beeinflussung durch klimatische Verhältnisse 7
II. Die Nester 9
1. Banform 9
2. Größe 15
3. Standort 19
III. Ameisen und Klima 20
1. Verhalten der Ameisen zum Licht 20
2. Verhalten der Ameisen zur Wärme 24
3. Verhalten der Ameisen zur Feuchtigkeit 28
IV. Ameisen und Pflanzen 30
1. Einfluß der Ameisensäure auf die Flora 31
2. Bedrohung der Nester durch Pflanzeninvasion 31
V. Ameisen und Tiere 34
1. Feindliche Beziehungen 34
2. Gastverhältnisse 36
VI. Ameisenstraßen 39
1. Wegenetz einer Kolonie 40
2. Jagdgebiet einer Kolonie 43
3. Nebenbauten an Straßen 46
VII. Ameisensiedlungen 47
1. Ursache der Siedlungsbildung 47
2. Die Siedlung 48
3. Die Rassen 52
VIII. Geschichte der Ameisensiedlungen 53
1. Geschichte des Waldbaus im Beobachtungsgebiet 54
2. Die Siedlungen in der Försterei Mehren 55
3. Die Siedlungen in der Försterei Steiningen 57
4. Gesamtbetrachtung der Siedlungsgeschichte 62
C. Schluß 64
I. Zusammenfassung der Ergebnisse 64
II. Literatur 67

A. Einleitung.

I. Vorwort.

Die vorliegende Arbeit stellt einen Beitrag zur Biologie der roten Waldameise dar. Um vorerst eine allgemeine Übersicht zu geben, sah ich mich hie und da gezwungen, bereits Bekanntes zu wiederholen. Die Ergebnisse sind zum Teil dem Rahmen der Arbeit entsprechend zunächst von lokaler Bedeutung; viele Beobachtungen werden sich aber auch verallgemeinern lassen. Ursprünglich sollten diese Aufzeichnungen unter besonderer Berücksichtigung der für die forstliche Praxis speziell in Frage kommenden Probleme dem Institut für angewandte Zoologie der Universität zu München Beobachtungsmaterial liefern. Dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Geheimrat Professor Dr. Escherich, der auch die Anregung zu dieser Arbeit gab, verdankt dieselbe ihre Veröffentlichung. Ihm sowohl, wie auch Herrn Dr. Eidmann, der mir mit seinen reichen Erfahrungen in liebenswürdiger Weise zur Seite stand, möchte ich auch an dieser Stelle wärmsten Dank sagen.

II. Das Beobachtungsgebiet.

Die Förstereien Mehren und Steiningen, in denen ich während meiner praktischen Ausbildungszeit und später als Forststudent $1^1/_2$ Jahre tätig war, bildeten mein Hauptbeobachtungsgebiet.

1. Geographische Verhältnisse.

Die Förstereien Mehren[1]) und Steiningen[2]) mit einer Größe von 480,15.76 ha[3]) bezw. 127,41.61 ha[4]) liegen in der preußischen Rheinprovinz im Regierungsbezirk Trier und gehören zum Kreis Daun. Nach Westen werden sie begrenzt durch den 24° 31' östlicher Breite (Distr. 43), nach Osten durch den 24° 37' östlicher Breite (Distr. 26). Beide Reviere liegen auf dem 50° 12' nördlicher Breite. Die Höhenlage der Försterei Mehren schwankt zwischen 420—540 m, die des Schutzbezirks Steiningen zwischen 410—500 m.

Der Distrikt 26 bildet einen nach allen Seiten an Felder anstoßenden Bestand, der auf einem nach Osten geneigten Bergrücken stockt. Der Distrikt 32, ein für die Ameisenbeobachtungen höchst interessanter Fichtenbestand mit südlicher und östlicher sanfter Hanglage, erstreckt sich bis in den durch den Bach gekennzeichneten Talkessel. Seine Grenzen gegen die Distrikte 31 und 33 werden durch kleine, feuchte Seitentälchen ge-

[1]) Umfaßt die Distrikte 36—60.
[2]) Umfaßt die Distrikte 20—35.
[3]) Abzüglich des Distrikts 36.
[4]) Abzüglich der Distrikte 20—25.

bildet. Die Distrikte 34 und 35, vor einigen Jahren noch mit Fichten, Kiefern und Lärchen bestanden, zeigen heute einen nach Norden abfallenden, 6,5 ha großen Kahlabtrieb (Franzosenschlag) (vgl. Abb. 1).

2. Geologische Verhältnisse.

Die ausgeprägte, NNW verlaufende Talbildung und die vielen runden Bergkuppen zeigen auch ein geologisch interessantes Gelände: Beide Förstereien gehören in ihrer ganzen Ausdehnung zur vulkanischen Eifel, einem Teil des hauptsächlich dem Devon angehörenden rheinisch-westfälischen Schiefergebirges. Das Unterdevon, gebildet aus Quarzit, Grauwacke und Tonschiefer, nimmt bei weitem den größten Teil der Eifel ein.

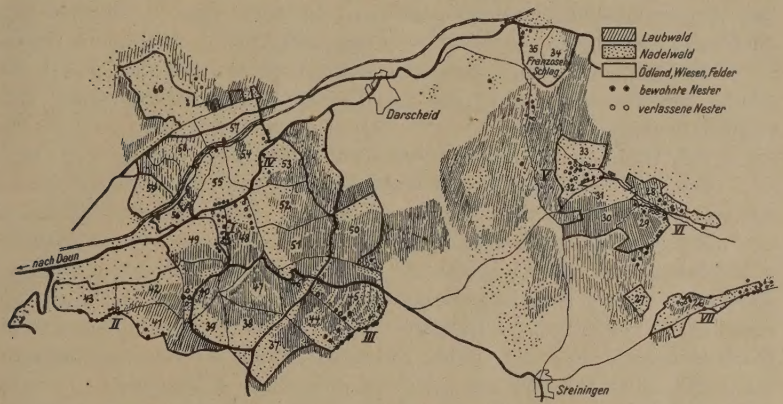


Abb. 1. Übersichtskarte der Ameisensiedlungen in den Förstereien Mehren und Steiningen. (Maßstab 1 : 67 500.)

In dem Devongebiete verläuft von Südosten nach Nordwesten von Bad Bertrich über Daun nach Hillesheim der Hauptzug der Eifeler Vulkane auf einer Länge von etwa 50 km. Ihm gehören die in geognostischer Hinsicht eine Haupteigentümlichkeit der Eifel bildenden Maare[1]) an.

Mit Ausnahme einer im Forstort Thommen (Distr. 34 und 35) liegenden Basaltkuppe gehören beide Reviere der Devonformation an. In der Försterei Mehren finden wir dann noch am Südrand des Distrikts 39 Spuren vulkanischer Tätigkeit und in Distrikt 47 einen kleinen Lavastrom.

3. Meteorologische Verhältnisse.

An Hand des Hauptmerkbuches der Oberförsterei war es mir möglich, das Klima bis in die Mitte des letzten Jahrhunderts zurückzuverfolgen. Nach Vergleichung der verschiedenen Aufzeichnungen kann ich zusammenfassen:

[1]) Die Dauer der vulkanischen Tätigkeit wird bis an das Ende der Diluvialzeit verlegt. Diese Annahme wird durch die im vulkanischen Tuff eingeschlossenen Reste von *Picea excelsa* bestätigt.

Die jährliche Niederschlagsmenge für Daun und Umgebung beläuft sich auf 760 mm. Dies ist auch die ungefähre Regenhöhe für die ganze Rheinprovinz. Nordwestlich von Daun in der Schneifel und dem Hohen Venn steigt die Niederschlagsmenge bis auf 1300 mm. Der große Regenreichtum dieses Gebirgszuges ist auf den Einfluß eines Föhn zurückzuführen, der vom Hohen Venn bis zum Rheintal auftritt (vgl. Polis 1908). Daß sich derselbe auch in einer gewissen Weise auf das Dauner Klima auswirkt, ist anzunehmen. Als regenbringenden Seewind haben wir den Westwind zu bezeichnen, der aber auf Grund der Talbildung häufig nach Südwesten abdreht. Unter dem Einfluß des Föhn und vielleicht auch des durch das Hohe Venn bedingten Regenschattens sind die Nordwest- und Nordwinde in der Regel trocken. In der Gegend meiner Beobachtungen finden wir demnach kein ausgesprochen kontinentales Klima

Die Temperatur zeigt uns eine mittlere Jahresisotherme von 6 bis 7° C. Die Wärmeverteilung auf die einzelnen Jahreszeiten gestaltet sich folgendermaßen:

Der Frühling hat eine mittlere Isotherme von 6° bis 7° C.
Der Sommer hat eine mittlere Isotherme von 14° bis 15° C.
Der Herbst hat eine mittlere Isotherme von 7° bis 8° C.
Der Winter hat eine mittlere Isotherme von — 2° bis — 1° C.

Diese Zahlen werden durch den jährlichen Gang des Klimas charakterisiert: Die Winter sind lang, meist sehr streng mit heftigem Frost und reichlichem Schneefall. Alljährliche Spätfröste in der Mitte des Mai, ja auch noch im Juni sind typisch. Starke Nebelbildung, als Schutz gegen zu große nächtliche Abkühlung (Ausstrahlung des Erdbodens!) und hohe Luft- und Bodenfeuchtigkeit (geringe Verdunstungshöhe!) zeigen namentlich im Spätsommer und Herbst die engen Seitentälchen. Dazu kommen im Frühjahr und Herbst nicht selten heftige Stürme. Niederschläge und Trockenheit treten während des ganzen Jahres auf; typisch ist ihre lange Dauer (oft mehrere Monate mit geringen Unterbrechungen), die ein übermäßiges Abschwämmen des Bodens, bezw. Dürre zur Folge hat Jedoch überwiegen im allgemeinen die im Frühjahr häufigen Regenperioden. In heißen Sommern sind sehr schwere Gewitter mit Hagelschlag keine Seltenheit. — Die 760 mm jährliche Regenhöhe konzentrieren sich also auf wenige Monate, die stets wechseln. Eine hierbei vorkommende Periodizität konnte ich an Hand der vorgefundenen lückenhaften Aufzeichnungen nicht verfolgen. Damit wäre über Sonnenstrahlung und Bewölkung auch das Allgemeinwichtige gesagt.

4. Bioklimatische Verhältnisse.

Wenn wir die bioklimatischen Verhältnisse betrachten, ist vorwegzunehmen, daß es eine Menge von mittelbaren Wirkungen des Klimas auf die Pflanzen- und Tierwelt gibt, die uns hier neben den unmittelbaren Wechselbeziehungen zwischen Klima und Leben auch zu beschäftigen

haben. Wir wissen, daß die Pflanzen- und Tierwelt in erster Linie von Licht, Wärme und Feuchtigkeit abhängig ist, und daß in Gebieten, wo sich ein Optimum dieser drei wichtigsten Lebensbedingungen findet, sie eine ungeahnte Mannigfaltigkeit entwickelt. Während für die Chlorophyll führende Flora wohl das Licht der wichtigste Lebensfaktor ist, hat für die Fauna die Wärme die größte Bedeutung, und zwar spielen Temperaturschwankungen eine wichtigere Rolle als die absolute oder mittlere Temperatur. Besonders die wechselwarmen Tiere, die uns hier ausschließlich interessieren, sind in dieser Hinsicht auf sehr enge Grenzen beschränkt. „Was die Abhängigkeit dieser sogenannten stenothermen Tiere von der Wärme anlangt, so müssen wir uns vergegenwärtigen, daß die Verschiedenheit der pflanzlichen und tierischen Säfte in ihrer Zusammensetzung und damit auch in ihrem Verhalten gegenüber niederen Temperaturen mancherlei Verschiedenheiten im Verhalten der Organismen bei Frost zur Folge hat. Je höher der Gehalt einer Lösung steigt, um so mehr sinkt ihr Gefrierpunkt. Die Säfte der Pflanzen und Tiere aber sind salzhaltige Lösungen, die in engen Räumen (Zellen) eingeschlossen sind. Daher gefrieren sie erst bei niedrigeren Temperaturen als das Wasser in ihrer Umgebung" (Eckardt 1912). Besonders gut läßt sich dies bei den Insekten beobachten. Zunächst sinkt die Körperwärme beständig mit der Außentemperatur bis zu einem bestimmten Kältegrad, der je nach den einzelnen Umständen und Insektenarten verschieden ist; die Säfte sind unterkühlt, aber nicht gefroren; die Körpertemperatur springt dann plötzlich auf einen höheren Grad und die Säfte gefrieren. Erst wenn der kritische Punkt noch ein zweites Mal erreicht wird, tritt der Tod ein. „Bei Nahrungsmangel sinkt der kritische Erstarrungspunkt, da die Säfte dabei wasserärmer, die Lösungen also konzentrierter werden, eine für die Überwinterung der Insekten sehr wichtige Tatsache, da ja beim Eintreten größerer Kälte meist ein längeres Fasten vorausgeht" (Hesse 1910). Im allgemeinen sind also die Insekten — besonders im Eistadium — außerordentlich widerstandsfähig gegen extreme, jedoch nicht gegen anormale Temperaturen, denn milde Winter, lange Regenperioden im Frühjahr und atypische Wärmegradschwankungen, die temporäre Veränderungen in dem Gang der Metamorphose hervorrufen, werden auch den Insekten verderblich.

Die vorausgeschickten Allgemeinbetrachtungen erklären am besten die bioklimatischen Verhältnisse in den beiden Förstereien: Die ursprünglich fast einzig vertretene Holzart, die Buche, hatte auch in früheren Zeiten sehr unter den bereits erwähnten Spätfrösten zu leiden. Die Folge davon waren überalte, 150 und mehrjährige Bestände, die keinen oder nur lückenhaften Aufschlag zeigten, so daß die mittleren Altersklassen (der Laubhölzer) heute völlig fehlen. Die wenig verjüngungsfreudigen Buchenalthölzer forstete man nach dem Abtrieb mit Kiefer und Fichte auf. Heute findet sich die Kiefer aber nur noch in ganz unbedeutender

Menge im Beobachtungsgebiet. In den letzten Dezennien wurden auch größere Horste der Douglastanne (*Pseudotsuga Douglasii virida*) angelegt. Eiche, Weißtanne und Lärche sind nur wenig vertreten; erstere hat einen merklichen Rückgang gegen früher erfahren. Hauptbestandsbildend bleiben also Buche und Fichte, die in einem Verhältnis von 1 : 1 stehen.

Im Gegensatz zu der Formenarmut an von Natur aus vertretenen bestandsbildenden Hölzern, läßt sich eine verhältnismäßig üppige Boden- und Strauchvegetation, namentlich in den feuchtwarmen Seitentälchen beobachten, was wohl auf die wechselnde Bodengüte und den schützenden Einfluß des Bestandes zurückzuführen ist, ein Umstand, der nicht unwesentlich zur Erhaltung des organischen Gleichgewichts im Walde beiträgt.

Was die Kleintierwelt, in Sonderheit die Insekten betrifft, so weist die Gegend keinen allzugroßen Formenreichtum auf, eine Erscheinung, die bei der ebenerwähnten Vielseitigkeit der Waldbodenflora[1]) Wunder nehmen muß, sich aber aus den ungünstigen Isothermen erklärt. Entsprechend der bei den bestandsbildenden Hölzern beobachteten Artenarmut treten auch die Forstinsekten stark in den Hintergrund. Als Hauptschädling ist *Hylobius abietis* zu nennen. *Myelophilus piniperda*, *Myelophilus micans*, *Xyloterus lineatus*, *Tortrix tedella* und an Laubholz *Strophosomus coryli*, etliche andere Kurzrüssler und *Tortrix viridana* haben sich gelegentlich bemerkbar gemacht, blieben aber durchweg unbedeutend. Schmetterlingskalamitäten sind nie beobachtet worden. Hieraus wird ersichtlich, daß die klimatischen Bedingungen für die meisten Schädlinge zu schlecht sind. Rüssel- und Borkenkäfer können sich vermöge ihrer außerordentlichen Lebensenergie einige Jahre in bedrohlicher Menge halten. Da, wie bereits erwähnt, längere Regenperioden in dem für die Entwicklung der Insekten wichtigen Frühjahr im Verein mit den Spätfrösten öfters auftreten, wird eine drohende Insektenvermehrung in den meisten Fällen vermieden. Hierzu tragen nicht selten Stürme und Hagelschläge bei.

Fragen wir uns nun, was wohl der Grund für das verhältnismäßig zahlreiche Auftreten der verschiedensten Ameisen, besonders aber der Formiciden in einer Gegend ist, die vielen Insekten optimale Lebensbedingungen versagt, so muß zuerst auf einen tiefgreifenden Unterschied hingewiesen werden. Im Gegensatz zu den meisten Insekten haben die Ameisen einen vorzüglichen Wärmespeicher in Gestalt ihres Nestes. Besonders die hügelbauende, rote Waldameise (*Formica rufa* L.) wird, wie schon ihr Name sagt, durch ihren Nestbau geradezu charakterisiert. Inwieweit auch die Waldameisen vom Klima abhängig sind, besonders, was Nahrung, Entwicklung und Vermehrung angeht, und wie sie sich durch entsprechenden Nestbau an die jeweils veränderten klimatischen Verhältnisse anpassen, wird im Folgenden mehrfach gezeigt.

[1]) Die übrige Pflanzenwelt ist, soweit sie nicht im ursächlichen Zusammenhang mit der menschlichen Wirtschaft steht, ziemlich kümmerlich zu nennen (Ödländereien).

B. Hauptteil.

Vorbemerkungen.

Bevor ich näher auf die einzelnen Phasen der Lebensweise von *Formica rufa* L. und ihr Verhalten zu äußeren Einwirkungen eingehe, möchte ich eine kurze Einführung in die Einteilung der Ameisennester geben. Die 100 Waldameisenkolonien beider Reviere, fast ausschließlich der Rasse *Pratensis* Retz. angehörend, gliedern sich hauptsächlich in sechs große Kolonieverbände I—III, V—VII, denen ich noch die kleine „Siedlung" IV, an der ich meine Temperaturmessungen vornahm, anschloß (vgl. Abb. 1). Das einzelne Nest ist durch die römische Siedlungs- und arabische Nestnummer genau bezeichnet. Ableger tragen bis zur völligen Selbständigkeit die Nummer der Gründungskolonie mit Hinzufügung eines kleinen Buchstaben.

I. Entwicklung der roten Waldameise und ihre Beeinflussung durch klimatische Verhältnisse.

Nach dieser kurzen Einführung sei einiges über die Entwicklung der roten Waldameise und ihre Beeinflussung durch klimatische Verhältnisse gesagt. Aus meinem Notizbuch entnehme ich folgendes:

A. Erstmaliges Erscheinen, Hochzeitsflug, Geschlechtstiere.

15. III. 1926: Erstmalig beobachtetes Erscheinen von *F. rufa pratensis* im Frühjahr an drei sehr sonnig gelegenen Waldrandnestern der Försterei Üdersdorf. Die Ameisen sitzen in Klumpen auf den Nesthügeln. Die Bewegungen sind langsam, fast schwerfällig.

10. V. 1926: Erstmalig beobachteter Hochzeitsflug an den Nestern I 1 u. I 2. Ich sehe nur ♀♀. Der Morgen ist warm und sonnig.

10. V. 1926 bis 12. V. 1926: Die Tage sind warm und sonnig, die Morgen schön. Auf den Nestern der Siedlung I herrscht große Unruhe, ähnlich wie bei dem beobachteten Hochzeitsflug von I 1 u. I 2. Auf den Nesthügeln sehe ich viele ♀♀ umherlaufen. Den Hochzeitsflug selbst sehe ich nicht. Desgleichen finde ich keine ♂♂.

10. VII. 1926: Warmer, sonniger Morgen, heraufziehendes Gewitter. Auf Nest IV 6 herrscht große Unruhe, viele ♀♀ laufen über den Nesthügel. Nach dem Gewitter haben sich die ♀♀ in das Nestinnere verkrochen. Der Hochzeitsflug hat vermutlich noch nicht stattgefunden.

? IX. 1926: / 1. IX. 1927: Auf Nest IV 1 u. IV 2 sind nur ♂♂ zu beobachten, die in größerer Zahl auf dem Hügel herumlaufen. Es ist ein warmer, sonniger Nachmittag.

29. VIII. 1927: Warmer, sonniger Tag. In einem kleinen, tellerförmigen Ödlandnest finde ich unter einem flachen Stein, der im Nest liegt, etwa 10 frischgeschlüpfte ♀♀ und ♀♀-Puppen.

B. Puppen.

29. VI. 1926: In den Nestern I 6 u. I 7 befinden sich Puppen; sie sind bräunlich verfärbt. Die jungen Ameisen stehen kurz vor dem Ausschlüpfen.

16. VIII. 1926: / 22. VIII. 1927: Arbeiterpuppen in dem künstlichen Ableger I 4a, der am 12. V. 1926 mit einem ♀ und Arbeitern gegründet worden ist. Am 22. VIII. 1927 sehe ich bereits einige frischgeschlüpfte ☿☿.

17. VIII. 1926: Arbeiterpuppen und frischgeschlüpfte ☿☿ im künstlichen Ableger I 1a, der am 12. V. 1926 mit mehreren ♀♀ gegründet worden ist.

28. VIII. 1927: Ameisen tragen Puppenhüllen. (Siedlung im Gemeindewald von Darscheid.)

An allen Siedlungen konnte ich regste Tätigkeit bis in den November feststellen. Der Spätherbst 1926 war im Gegensatz zum Sommer sehr sonnig und beständig. Kolonie I 12 fand ich sogar am 13. XII. 1926 bei eifriger Bauarbeit. Die Sonne hatte den Schnee noch nicht völlig geschmolzen; ein heftiger Nachtfrost überraschte die Ameisen auf der Straße (Weißtanne). Ich fand sie am anderen Morgen im Starrezustand. Diese Beobachtungen weisen auf die den *Formica*-Arten eigene, verhältnismäßig kurze Generationsdauer von rund 50 Tagen hin (vgl. Escherich 1917).

Die Zeit des Hochzeitsfluges der Nester I 1 u. I 2 stimmt fast völlig mit dem von Eidmann in der Oberpfalz beobachteten Hochzeitsflug (13. V. 1926) der gleichen Rasse überein. Dagegen zeigen die Angaben Eidmanns über das Erscheinen der Ameisen im ersten Frühjahr eine Differenz von 1—2 Wochen. Wenn wir die hohen Jahresisothermen der Gegenden, wo Eidmann seine Beobachtungen machte,[1]) mit den klimatischen Verhältnissen der hiesigen Gegend vergleichen, so ist der Grund sofort klar. Ein von Eidmann erwähnter Hochzeitsflug von *F. rufa pratensis* fand im Hochgebirge bei Berchtesgaden erst am 31. V. statt. Sowohl aus diesen vergleichenden Beobachtungen als auch aus der Tatsache, daß innerhalb desselben Kolonieverbandes (vgl. Siedlung I) die Entwicklung in den einzelnen Nestern fast gleichzeitig beginnt und abgeschlossen wird, zeigt die Beeinflussung der Metamorphose durch klimatische Verhältnisse. Wenn wir bedenken, daß an mehreren der angeführten Nester künstliche Kolonieabspaltungen vorgenommen wurden,[2]) die einen sicher nicht unbedeutsamen Einfluß auf das gesamte Staatengebilde, besonders aber auf die

[1]) Babenhausen 9° bis über 10° C. Ensdorf 8°—9° C. (Vgl. Polis 1905.)
[2]) Natürlich erst nach dem beobachteten Hochzeitsflug.

Brut ausübten, so nimmt es Wunder, daß die zeitlichen Schwankungen nicht größer sind. Es läßt sich kurz zusammenfassen: Hochzeitsflug während des ganzen Sommers. Es finden vermutlich mehrmals Hochzeitsflüge derselben Kolonie statt Puppen im Juni und August. Ende Juni und von Mitte bis Ende August beobachtete ich frisch geschlüpfte Brut. Vermutlich überwintern die jungen Geschlechtstiere. Aufzeichnungen über Ei- und Larvenstadien fehlen mir. Dagegen konnte ich überall ein getrenntes Auftreten der Geschlechtstiere beobachten. „Der Zweck dieser Erscheinung ist die Vermeidung der Inzucht zwischen Individuen derselben Kolonie“ (vgl. Escherich 1917).

II. Die Nester.

Auf die Koloniegründung möchte ich erst später bei der Entstehung der Siedlungen und ihrer Geschichte zu sprechen kommen. Vorerst will ich die verschiedenen Nestformen und ihren ursächlichen Zusammenhang mit dem Klima näher behandeln.

1. Bauform.

Die große Mannigfaltigkeit der beobachteten Nestformen macht eine einheitliche Schilderung nicht leicht; trotzdem will ich versuchen, an Hand der Abbildungen die einzelnen Nestbilder durchzusprechen und einige

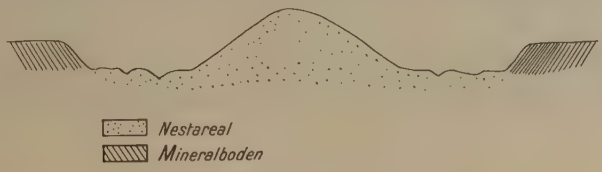


Abb. 2. Querschnitt durch Nest II 11.

Typen besonders zu beleuchten. — Das Nest der roten Waldameise besteht bekanntlich aus zwei Teilen: Dem vielen Ameisen gemeinen Erdnest und dem darüber gebauten Hügel, dem Charakteristikum der *Rufa*. Das Größenverhältnis dieser beiden Nestteile ist je nach der Bodenbeschaffenheit und dem Standort der Kolonie sehr verschieden und wird veranschaulicht durch die mehr oder weniger breite Sandperipherie, die durch Aufhäufen „der beim Bauen zutage geförderten Erde, die in der nächsten Umgebung des eigentlichen Hügels abgeworfen wird, entsteht“ (Eidmann 1926). Die Nestöffnungen in diesem welligen Sandring sind nicht selten trichterförmig vertieft (Abb. 2), eine Erscheinung, die vielleicht als ein Schutz gegen das Zuwehen der Nestöffnung durch den Wind aufzufassen ist. Im allgemeinen muß man in der hiesigen Gegend mit mehr oder weniger kleinen Erdnestern rechnen und nur sehr alte Nester weisen durch ihre Erdauswürfe auf größere Minierarbeit hin.

Meist lagen diese Nester am Bestandsrand, selten im Bestandsinnern, was auch Eidmann erwähnt. Abb. 2 zeigt neben dem breiten Sandring mit seinen trichterförmigen Eingängen auch noch eine regelrechte Kesselanlage des gesamten Nestareals.

Eine der gewöhnlichsten Nestformen ist das Hangnest, das durch Abb. 3 hinreichend gekennzeichnet ist. Die große Häufigkeit dieses Typs erklärt sich aus der Anlage an der Waldrand- und Wegeböschung, die

Abb. 3. Hangnest der Siedlung III an der Feldgrenze.

ein stetes Abrutschen des Nestmaterials nach der geneigten Seite zur Folge hat.

Neben dem aus allerlei kleinen Pflanzenteilen errichteten Obernest finden wir bei der roten Waldameise noch eine andere Form: Es sind die auf alten Nadelholzstöcken errichteten Hügel (Stocknester). Zum Teil lassen sie sich schon auf den ersten Blick als solche erkennen, zum Teil finden wir erst den alten Stock beim Öffnen des Haufens.

Hang und Stocknester bilden 99% der Waldrandsiedlungen, die Stocknester fast ausschließlich die Bauform auf Kulturen und Windwurfflächen. Dies ist einerseits aus einem Mangel an geeignetem Nestmaterial, andererseits aber auch aus klimatischen Gründen zu erklären. Ich halte letztere für erheblich wichtiger.

Daß *Rufa* alte Stöcke besiedelt, die bereits von allerlei Coleopteren und auch Ameisen (*Lasius*-Arten) miniert sind, ist keine seltene Erscheinung, denn die junge Kolonie findet sozusagen eine fertige Wohnung vor, an

deren Inneneinrichtung nur noch wenig zu ändern ist, um einem mühsam aus Nadeln zusammengefügten Nest völlig gleichzukommen.

Anders ist es, wenn *F. rufa* noch verhältnismäßig frische Stöcke besiedelt, die keine „Vorarbeit" durch andere Insekten zeigen. Dieser Fall scheint um so erstaunlicher zu sein, da wir schon nach wenigen Jahren eine sehr erfolgreiche Miniertätigkeit der Waldameisen beobachten können. (Abb. 5 u. 6.) Das Anfangsstadium einer solchen Stocksiedlung

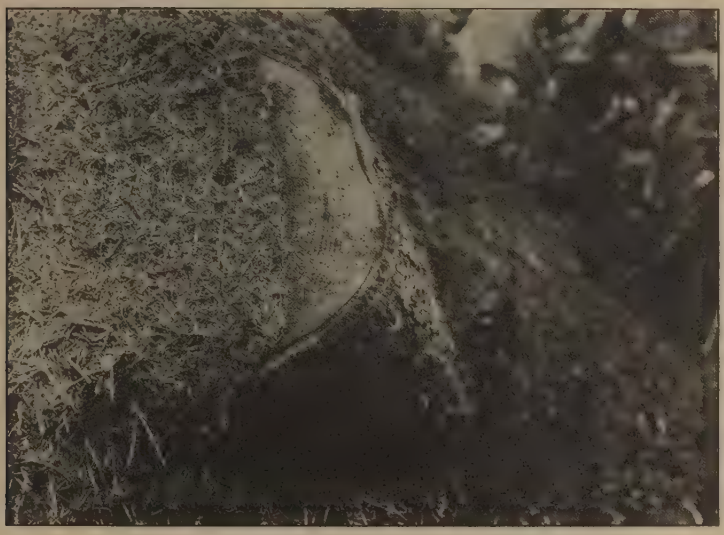


Abb. 4. Baumstubbennest I 8, die langsame Überbauung des frischen Stockes zeigend.

zeigt Abb. 4. Deutlich läßt sich der noch frische Baumstubben erkennen. Die Entwicklung des Nestes geht nun folgendermaßen vor sich: Zunächst siedelt sich *F. rufa* am Stock an, miniert Gänge in die gelockerte Erde und baut mit dem verschiedensten Material ein Nest, in dessen Mittelpunkt der Stock zu liegen kommt. Dann versucht sie, den Stubben an sich bietenden Angriffsflächen zu minieren. Zuerst wird ihr dies bei der Rinde gelingen. Diese wird unter dem dauernden Einfluß der Witterung und Ameisenarbeit gelockert (siehe Abb. 4 unten) und jetzt bauen die kleinen Bewohner zwischen Rinde und Holz mit dem aus dem Kambium gewonnenen Fasermaterial und Nadelstückchen ihre Kammern. In diesem Zustand fand ich Nest I 3 im Mai 1926. Auch das Kernholz zeigte an der Bruchseite bereits starke Miniertätigkeit, welche die Ameisen während des ganzen Sommers fortsetzten; ferner beobachtete ich das Bestreben, den ganzen 1,40 m hohen Stock mit Nestmaterial zu überbauen (siehe zu allem Abb. 5). Im Winter 1926/27 versuchte der Specht von der

Schnittfläche her (Abb. 6) an die Ameisen heranzukommen. Die so entstandenen weiteren Beschädigungen beschleunigten nur die Minierarbeit der Waldameisen. Im August 1927 bemerkte ich eine wenige Zentimeter hohe, hügelförmige, gelbe Masse (Abb. 5 u. 6), die größere und kleinere Eingänge zeigte und auf der Schnittfläche errichtet war. Sie bestand aus unzähligen kaum 1 mm großen Holzteilchen, die mit kleinen Stengelchen

Abb. 5. Stocknest I 3. Lockerung der Rinde und Ausbau mit Nadeln und Hölzchen. Die Minierarbeit von *F. rufa pratensis* Retz. geht von der Bruchstelle aus.

und Nadeln zu Kammern zusammenkonstruiert waren. Die Masse war feucht und klebrig. In der noch nicht mit diesen Holzteilchen überzogenen Schnittfläche bemerkte ich drei spaltartige Öffnungen, die in Richtung der Jahrringe verliefen. Sie waren etwa 3 mm breit, der eine 13 mm, die andern 10 mm lang. Alle konnte ich als 4—5 cm tief feststellen, dann stieß ich mit dem Messer auf weiches Holz, vermutlich Kammern. Die Ameisen krochen emsig aus und ein, immer die bereits erwähnten kleinen Holzteile aus dem Innern herausbefördernd. Wenn mit diesen Beobachtungen auch nicht bewiesen ist, daß *F. rufa pratensis* den zum Teil noch harten Stammabschnitt bis 25 cm Länge in einigen

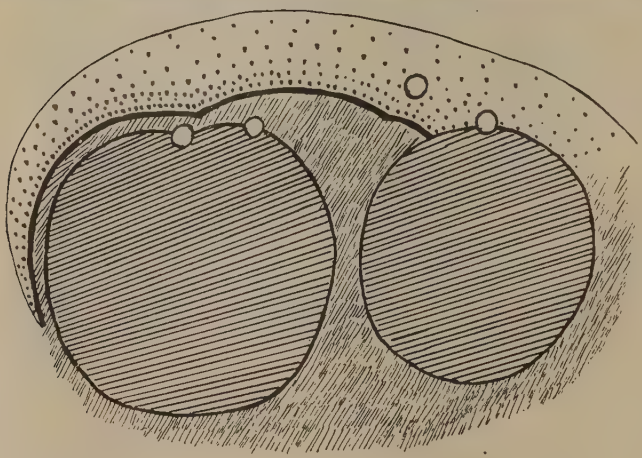
Jahren durchbohrt hat, so ist eine ganz erhebliche selbständige Minierarbeit hiermit doch festgestellt.

Einen andern merkwürdigen Bautyp, den ich auch nur in drei Fällen vorfand, bilden die Doppelhügelnester (Abb. 7).

Alle Nester liegen an einem bis 30° geneigten Hang und zwar Nest Nr. 1 u. 2 am Waldböschungsrand (Siedlung III) nebeneinander, Nest Nr. 3

Abb. 6. Stocknest I 3 mit auf der Schnittfläche erbautem kleinen Hügel aus feinen, bei der Minierarbeit gewonnenen Holzteilchen.

im Eichen-Kiefern-Mischwald (Distr. 28) untereinander. Während wir bei Nest Nr. 1 u. 2 den Typus des Hangnestes vor uns haben (s. o.), zeigt Nest Nr. 3 zwei gleichmäßig glockenartige Hügel (eine nur in Distr. 28 beobachtete Form, die aber dort sämtlichen Nestern gemein ist). Alle Nester haben eine mehr oder weniger entwickelte Peripheriebildung, besonders Nest Nr. 3, das wie auf einer großen, abgeschrägten Plattform liegt. Ein halbkreisförmiger Erdwall, der den Nestring stark überhöht umgibt, läßt seiner ganzen Konstruktion nach auf eine frühere Lage des Nestes schließen, zeigt aber keinen Doppelhügelcharakter (Abb. 7). Die



Alter Nestrand.

Nesthügel.

Übriges Nestareal.

Fichtenstämme.

Abb. 7. Doppelhügelnest Nr. 1 an der Feldgrenze (Siedlung III). Der Grundriß zeigt die ehemalige Nestlage.

beiden Hügel sind — wenn man von der jeweilig etwas anderen Form der drei Fälle absieht, — sehr schön aus der Peripherie herausmodelliert, so daß es möglich ist, an der Basis recht genau den Umfang für jeden einzelnen Hügel festzustellen. An allen drei Nestern zeigen sowohl die zwischen beiden Nesthügeln liegende Mulde, als auch die gemeinsame Peripherie (durchschnittlich 12 m Umfang) deutliche Eingänge. Ein eiliges Hin- und Herlaufen und Puppentragen von einem Hügel zum andern, wobei immer die Mulde den Hauptverkehrsweg bildete, machten die Annahme, daß beide Hügel ein gemeinschaftliches Erdnest besitzen, in höchstem Maße wahrscheinlich. Die Entstehung der Doppelhügelkolonien läßt sich auf verschiedene Weise erklären. Da der eine Hügel meist größere Dimensionen als der andere hat, ist eine Ablegerbildung in nächster Nähe, die später zur Verschmelzung führte, nicht ausgeschlossen. Andererseits weisen die alten Erdwälle auf ehemalige Ameisenhaufen hin, nach deren Radikalzerstörung sich zwei benachbarte Völker eng zusammenschlossen und so die merkwürdige Bauform veranlaßten (vgl. S. 53 u. 64).

Weitere bemerkenswerte Beobachtungen über den Nestbau der roten Waldameisen habe ich, da sie als unmittelbare Folgen klimatischer Einflüsse zu betrachten sind, dort erwähnt.

2. Größe.

Wenn es schon nicht leicht ist, die mannigfaltigen Nestformen bei der den Ameisen eigenen Plastizität zusammenzufassen, so dürfte eine allgemeine Betrachtung der Größe des Nestes noch weit schwieriger sein. Mag ein solcher Meßversuch auf den ersten Blick auch zwecklos erscheinen, da wir mit Zollstock und Leine nur den sichtbaren Teil des Nestes erfassen können, so läßt die Miteinbeziehung eines größeren oder kleineren Sandrings doch auch einen Rückschluß auf das Erdnest zu, ja, fixiert sogar seine Größe ziemlich genau. Bei der Umfangmessung habe ich daher sämtliche sichtbaren Eingänge in der Nähe des Nestes miteinbegriffen und glaube so ein verhältnismäßig gutes Zahlenmaterial gesammelt zu haben. Die teils vierfach ausgeführte Höhenmessung geschah meist durch Visieren über den Nesthügel, wobei an zwei Zollstöcken abgelesen wurde. Bei Hangnestern wurde die mittlere Höhe notiert. Die folgende Tabelle liefert demnach eine wichtige Ergänzung zu dem Abschnitt, der über die Nester handelt, und wird uns auch noch bei der Betrachtung der Siedlungen und ihrer Geschichte zu interessieren haben.

Größentabelle.

Distrikt	Nest	Standort	Bestand	Höhe m	Umfang m	Bemerkungen
49	I 1	Im Saumschlag	Fichte	**1.00**	**10,00**	Spitzkegelnest unter alter Fichte.
49	I 2	Im Saumschlag	Fichte	0,60	8,20	Flachkegelnest (vorjährige Gründung).
49	I 3	Windwurflichtung	Fichte	*1,40*	*10.00*	Stubbennest in windbrüchiger Fichte.
48	I 4	Altbestandsrand (Tälchen)	Fichte	**0,80**	**7,60**	Nest unter alter Fichte (leichte Hanglage).
48	I 5	Altbestandsrand (Tälchen)	Fichte	**0,40**	**4,30**	Vorjähriger Ableger auf alter Nestbasis.
48	I 6	Altbestandsrand (Tälchen)	Fichte	**0,90**	**9,00**	Altes Nest unter alter Fichte (leichte Hanglage).
48	I 7	Altbestandsrand (Tälchen)	Fichte	**0,70**	**7,50**	Altes Nest unter alter Fichte (leichte Hanglage).
49	I 8	Windwurflichtung	Fichte	**0,70**	**6,50**	Stubbennest in windgeworfener Fichte (vorjährige Gründung).
49	I 9	Altbestandsrand	Fichte	0,80	14,00	Sehr altes Nest unter alten Randficht.
49	I 10	Auf einer Kulturfläche	Fichte u. Tanne	*0,80*	*6,70*	Stubbennest in windgeworfener Fichte.
49	I 11	Auf einer Kulturfläche	Fichte u. Tanne	*0,75*	*4,00*	Altes Stocknest (Pflanzeninvasion).
49	I 12	Auf einer Kulturfläche	Fichte u. Tanne	*0,75*	*4,00*	Stocknest unter einer Weißtanne (vorjährige Gründung).
48	I 13	am Holzabfuhrweg	Fichte	0,80	12,20	Nest unter junger Fichte am steilen Hang.
				10,40	**104,00**	
		Für Siedlung I betragen die durchschnittlichen Nestdimensionen		**0,80**	**8,00**	
43	II 1	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	*1,00*	*8,80*	Nest verdeckt durch Haselnußgestrüpp
43	II 2	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	0,90	11,20	Offene Lage unter alter Fichte.
43	II 3	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	*0,80*	*6,20*	Nest durch Hainbuchenausschläge verdeckt.
43	II 4	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	*0,85*	*6,20*	Offene Lage unter junger Eiche und alten Fichten.
43	II 5	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	*0,65*	*4,00*	Offene Lage. Nest umgeben von Forstunkraut.
43	II 6	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	*0,45*	*2,60*	Offene Lage. Nest umgeben von Forstunkraut.
43	II 7	Im Hanggestrüpp	Mit einigen Eichen u. Buch. Maße geschätzt, da unzugänglich	*0,45*	*2,60*	Steiler Hang; Nest völlig überwachsen.
43	II 7a	Am Abfuhrweg	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	**0.25**	**2,00**	Offene, leichte Hanglage (diesjährige Gründung.)
43	II 8	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	0,40	5,60	Offene, leichte Hanglage.
41	II 9	Am Abfuhrweg	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	**0,75**	**7,00**	Offene, leichte Hanglage.
41	II 10	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	**0,40**	**3,90**	Offene, leichte Hanglage (vermutlich diesjährige Gründung).
41	II 11	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	0,70	14,00	Großes Trichternest zwischen Besenginster.
41	II 12	Waldrand	Fichte, mit einigen Eichen u. Buchen	**0,55**	**5,30**	Stumpfes Hügelnest unter alter Fichte.
				8,15	**79,40**	
		Für Siedlung II betragen die durchschnittlichen Nestdimensionen		**0,68**	**6,62**	

Relativ junge Kolonien.

Distrikt	Nest	Bestand	Standort	Bewohnter Nesthügel Höhe m	Bewohnter Nesthügel Umfang m	Verlassenes Nest Höhe m	Verlassenes Nest Umfang m	Bemerkungen
32	V 1	Fichte	Abfuhrweg	**0,85**	**8,50**	0,70	20,00[1])	Junges, vorjähr. Nest.
32	V 2	Fichte	Abfuhrweg	0,90	11,80	0,70	18,50	Altes Spitzkegelnest.
32	V 3	Fi u.Ki	Waldinneres	0,85	10,20	0,40	20,00	Altes Spitzkegelnest.
32	V 4	Fi.u.Ki.	Waldlichtung	*0,90*	*7,00*	0,75	16,50[1])	Junges, vorj. (?) Nest.
32	V 5	Fichte	am Bach	1,15	14,00	—	—	Altes, steiles Spitzkegelnest.
32	V 6	Fichte	am Wassergraben	**1,00**	**11,00**	0,20	12,00	Altes, sehr feuchtliegendes Nest.
32	V 7	Fichte	Abfuhrweg	**0,90**	**9,40**	0,35	22,50	Sehr altes Spitzkegelhangnest.
32	V 8	Fichte	Waldinneres	1,00	11,50	0,25	16,60	Altes Spitzkegelnest.
32	V 9	Fichte	Waldrand	*0,65*	*5,40*	0,40	15,00[1])	Junges, 1—2 Jahre altes Nest.
32	V 10	Fichte	Waldrand	**0,95**	**10,00**	0,25	15,00[1])	Relativ junges Nest.
32	V 11	Fichte	Waldrand	0,35	5,00	0,50	18,80[1])	Junges, 1—2 Jahre altes Nest.
32	V 12	Fichte	Abfuhrweg	**0.70**	**6,50**	0,45	15,00	Altes Nest durch Forstbetrieb beschädigt.
32	V 13	Fichte	Waldrand	0,50	7,80	0,60	16,70	Sehr altes Nest.
33	V 14	Fichte	Waldrand	1,25	13,30	0,50	15,90[1])	Relativ junges Spitzkegelnest.
32	V 15	Fichte	Waldrand	0,60	8.50	—	—	Sehr altes, flaches Nest.
				12,55	139,90	6,05	222,50	
			Für Siedlung V betragen die durchschnittliche Nestdimensionen .	0,84	9,33	0,47	17,12	

Die mit [1]) bezeichneten Nester sind nicht mehr neu aufgebaut worden (s. VIII. Abschnitt).

Distrikt	Nest	Bestand	Standort	Höhe m	Umfang m	Bemerkungen
26	VII 1	Fichte	Waldrand	0,80	12,00	Starke Peripherie mit Sandauswürfen.
26	VII 2	Fichte	Waldinneres am alten Abfuhrweg	**1,25**	**11,50**	Sehr altes Nest mit alter Nestbasis.
26	VII 3	Fichte	offener Waldrand	**0,70**	**7,00**	Dem SW-Wind exponiertes Hangnest.
26	VII 4	Fichte	offener Waldrand	0,60	8,70	Dem SW-Wind exponiertes Hangnest.
26	VII 5	Fichte	offener Waldrand	0,60	7,50	Dem SW-Wind exponiertes Hangnest.
26	VII 6	Fichte	Waldinneres (Lichtung)	**0,90**	**8,80**	Normale Bauform ohne Peripherie.
26	VII 7	Fichte	Windwurffläche	**0,70**	**7,50**	Stocknest in windgeworfener Fichte.
26	VII 8	Fi.u.Bu.	Abfuhrweg	*0,85*	*6,20*	Altes, schwach bevölkertes Spitzkegelnest.
26	VII 9	Fi.u Bu	Waldrand	**0,35**	**4,40**	Flaches, schwach bevölkertes Hangnest.
26	VII 10	Fi.u.Bu.	Wirtschaftsstreifen	*0,45*	*2,60*	Sehr alte Niederlassung mit kleinem Volk.
26	VII 11	Fi.u Bu.	Holzabfuhrweg	**1,00**	**11.00**	Altes Nest mit breiter Sandperipherie.
26	VII 12	Fi.u.Bu.	Waldlichtung	*1,15*	*8,50*	Altes Spitzkegelnest auf alter Basis.
26	VII 13	Fichte	Holzabfuhrweg	*0,90*	*6,80*	Altes, schwach bevölkertes Spitzkegelnest (dunkle Lage).
				10,25	**102,50**	
			Für Siedlung VII betragen die durchschnittlichen Nestdimensionen . . .	**0,79**	**7.88**	

Diese Tabelle ist aus mehr als einem Grunde interessant. Zuerst zeigt sie uns, daß das Verhältnis von Höhe zu Umfang am Einzelnest hauptsächlich vom Standort(-Klima), der Struktur und dem Alter des Nestes abhängig ist. Wir wollen jetzt nur die beiden letzten Erscheinungen näher in Betracht ziehen. Das durch Kursivdruck markierte Verhältnis finden wir hauptsächlich bei den Stubbennestern, den Spitzkegelformen und den kleinen Zweigkolonien. Das umgekehrte Verhältnis (Normaldruck) beobachten wir bei den Hangnestern, den Flachhügelformen und den relativ großen Erdnestern (vgl. Abb. 2), während die Spitzkegel-„Riesennester" der Distrikte 32 und 33 die große Ausnahme machen, die ich an anderer Stelle noch erklären werde. Beides ist leicht einzusehen: die Neugründungen haben zunächst das Bedürfnis sich einen Wärmespeicher aufzurichten[1]); daher findet man bei ihnen eine relativ große Höhe; das Bestreben den meist hohen Stock zu überbauen, verursacht die Form des Stubbennestes. Umgekehrt ist der große Umfang der am Hang liegenden Hügel zur einen Hälfte aus der Höhe, zur anderen aus dem Böschungswinkel zu erklären, wie die nähere Betrachtung des Zahlenmaterials zeigt. Bei den Nestern mit starker, breiter Peripherie, die gleichfalls das durch Normaldruck angedeutete Verhältnis aufweisen, kennzeichnet der große Umfang die Höhe bezw. die Tiefe des Erdnestes. Die übrigen in Fettdruck notierten Zahlen zeigen das ziemlich konstante Verhältnis von Höhe zu Umfang wie 1 : 10. Dasselbe Ergebnis liefert die Berechnung der Durchschnittsgröße für jede Siedlung und beide Förstereien.[2]) Es mag Zufall sein, daß gerade diese Messungen eine günstige Zusammenstellung der formenreichen Einzelnester aufweisen, so daß sich die nicht geringen Abweichungen von dem Verhältnis 1 : 10 ausgleichen; trotzdem glaube ich, zumal die Betrachtung der von Steiner (1925) über die im Hochgebirge liegenden Waldameisensiedlungen aufgestellten Tabelle genau zu dem gleichen Ergebnis führte,[3]) daß die Durchschnittsberechnung der Nestdimensionen aus der Höhe auf Grund des konstanten Größenverhältnisses bei Betrachtung im Großen die zeitraubende Umfangmessung erspart und darüber hinaus noch einige interessante Schlüsse auf frühere Nestgrößen erlaubt (s. VIII. Abschnitt). Ich habe absichtlich als dritten Ver-

---

[1]) Denn was Forel in bezug auf die *Lasius*-Arten sagt, gilt auch für die junge *Rufa*-Kolonie: „Die Nestkuppeln schützen gegen die Feuchtigkeit und den Schatten des Urwaldes, den eine Wiese (in unserem Falle das Waldrandgestrüpp) für die Ameisen bedeutet. Da oben unter dem Dache fühlt man die Sonnenstrahlen!" (vgl. Escherich 1917).

[2]) Da die durchschnittliche Nestgröße nur eine Bedeutung bei der Besprechung der Ameisensiedlungen und ihrer Geschichte hat, wo das Einzelnest gar nicht mehr in Betracht gezogen wird, halte ich diese Verallgemeinerung ausnahmsweise für erlaubt.

[3]) Erste Siedlung in 700 m Höhe (Grauholz): Durchschnittliche Höhe: **0,29** m, durchschnittlicher Umfang: **2,73** m. Zweite Siedlung in 1260 und 1450 m Höhe (Saanenmöser): Durchschnittliche Höhe: **0,31** m; durchschnittlicher Umfang: **3,42** m. Durchschnittliche Höhe sämtlicher Nester: **0,31** m durchschnittlicher Umfang sämtlicher Nester **3,15** m (700—1850 m ü. M.).

such die Siedlung V gebracht, um zu zeigen, daß auch die merkwürdigen „Riesennester", deren Besprechung ich mir für den Schluß meiner Arbeit aufsparen möchte, sich annähernd genau in den Rahmen dieser Theorie einpassen. Trotzdem läge bei der Einzelbehandlung der Siedlung V die Umfangbestimmung durch Verzehnfachung der gemessenen Höhe nicht mehr innerhalb der Fehlergrenzen. Jedenfalls ist der Fehler bei 61,1 %[1]) von der konstanten Form abweichenden Nestern noch so klein, daß wir ruhig mit ihm rechnen können. Die folgende Tabelle, mit der ich diese Überlegung abschließen möchte, zeigt dies deutlich:

Siedlung	durchschnittliche Höhe m	durchschnittlicher Umfang m
I	0,80	8,00
II	0,68	6,62
V	0,84	9,33
VII	0,79	7,88
Zusammen	3,11	31,83

also betragen die durchschnittlichen Nestdimensionen der vier Siedlungen: 0,78 m Höhe; 7,96 m Umfang.

3. Standort.

Ebenso mannigfaltig wie die Nestformen der Waldameisen ist auch der Standort ihrer Kolonien. In dem Beobachtungsgebiet und seiner weiteren Umgebung sind ihre Hügel so ziemlich überall zu finden: An Waldrändern, Holzabfuhrwegen, auf Bestandslichtungen, Kulturen und Windwurfflächen, auf Feuerstreifen der Eisenbahn, im tiefen, oft dunkeln Waldinnern, unter einzelnen Kiefern oder Wacholderbüschen mitten im Ödland — wir sehen die größte Vielseitigkeit, die einen Schluß auf bevorzugte Lagen außerordentlich erschwert. Trotzdem konnte ich nach längerer Beobachtung der Einzelnester[2]) folgendes feststellen: Auf dem Großkahlschlag fehlen die Waldameisen. Wenn man sie dort künstlich ansiedelt, wie ich des öfteren versucht, wandern die Kolonien ab oder gehen langsam ein. Desgleichen scheinen die Waldameisen reine Buchenbestände, ausgesprochene Nordlagen und dem Wind ausgesetzte Standorte im allgemeinen zu meiden. Auf geschützt liegenden Kulturflächen sind sie hin und wieder, im Ödland aber nur ganz vereinzelt anzutreffen. Häufig findet man sie in lichten, feuchtwarmen Nadelwaldtälchen, an südlich orientierten Waldrändern[3]) und auch nicht selten im Mischwald, wo sie sich in der Nähe

[1]) Berechnet für alle vier Siedlungen.

[2]) Die Siedlungen möchte ich an anderer Stelle betrachten.

[3]) Sowohl im Beobachtungsgebiet, als auch in anderen Gegenden Deutschlands konnte ich für weitaus die größte Anzahl der vorgefundenen Ameisennester eine gegen Süden offene Lage feststellen; dagegen zeigten fast alle Kolonien gegen Norden einen mehr oder weniger guten Schutz.

des eingesprengten Nadelholzes ansiedeln. Da es sich bei diesen Beobachtungen fast ausschließlich um *F. rufa pratensis* handelt, kann eine Erklärung der Nestlage aus besonderen ererbten Instinkten der Einzelrassen, die in diesem Fall nur für die Waldrand-Kolonien zuträfe, nicht in Frage kommen. Es bleiben demnach nur zwei Deutungsmöglichkeiten übrig. Entscheidend für die Wahl des Standorts sind Nahrung und Klima. Beide hängen eng zusammen. Deutlich zeigt dies der Großkahlschlag, der durch eine plötzlich hervorgerufene, nicht abzuschwächende Auswirkung der Witterungsextreme, die wie eingangs erwähnt, im Beobachtungsgebiet besonders wesentlich sind, den an die ausgeglichenen klimatischen Verhältnisse des Waldinnern gewöhnten Lebewesen einen längeren Aufenthalt unmöglich macht. Die Folge davon ist eine tiefgreifende Störung, wenn nicht Vernichtung der früheren Lebensgemeinschaft (Biozönose) und damit auch ein empfindlicher Mangel an Nahrung für die überlebenden, oder sich auf der Kahlfläche neu ansiedelnden Vertreter der Fauna.

III. Ameisen und Klima.

Als Haupterklärung für den Standort der Ameisennester bleiben demnach die dort herrschenden klimatischen Verhältnisse, in erster Linie Licht, Temperatur und Feuchtigkeit.

Da mir die nötigen Instrumente fehlten, konnte ich die klimatischen Faktoren nicht, wie zuerst beabsichtigt, eingehender studieren, sondern muß mich darauf beschränken meine Beobachtungen zu berichten und mit den Ergebnissen der auf diesem Gebiet gemachten Arbeiten zu vergleichen.

1. Verhalten der Ameisen zum Licht.

Wie alle Insekten, so besitzen auch die Ameisen Lichtsinnesorgane, die wiederum in die relativ großen Komplex(Facetten-)augen und in die kleinen Stirnaugen (Ocellen) zerfallen. Während die ersten schon lange als Sehorgane bekannt sind, ist die Bedeutung der letzteren erst in jüngster Zeit durch Homann, Demoll, Scheuring und Bozler festgestellt worden. Auf Grund dieser Arbeiten ist anzunehmen, daß die Facettenaugen für die Lichtorientierung wichtig sind, den Ocellen dagegen bei starker Änderung der Lichtintensität eine Bedeutung für die Photokinese, d. h. für die Anregung oder Beschleunigung der Bewegungen und für eine Verstärkung der Lichtempfindlichkeit (Phototaxis) bei schwachem Lichte zukommt. „Bei den Ameisen haben nur die geflügelten Geschlechtstiere gut ausgebildete Ocellen, die ungeflügelten Arbeiterinnen haben nur kleine oder sie fehlen ganz" (Bozler 1926). Wenn wir auch für die Ameisen im allgemeinen ziemlich unvollkommene Lichtperzeptionsorgane annehmen müssen, so dürfte dies jedoch für die hochentwickelten Formiciden nicht ganz zutreffen. Im Gegensatz zu allen anderen Insekten mit

Ausnahme von *Mantis religiosa* hat *F. rufa pratensis* sogar gut entwickelte Ocellen, in denen das von der Linse entworfene Bild gerade auf die distale Grenze der Rhabdome fällt, wie Demoll und Scheuring nachgewiesen haben.

Sehen wir uns das Verhalten von *F. rufa pratensis* bei den verschiedenen Witterungen an, so können wir bei trübem Wetter und des Nachts eine mehr oder weniger große Langsamkeit, oft sogar Schwerfälligkeit in den Bewegungen der Ameisen feststellen, während man bei wechselnder Lichtintensität an bewölkten Tagen oder an Nestern im Bestandsschatten, wo sich das Sonnenlicht in einzelne, stets wechselnde Sonnenflecken verteilt, eine zunehmende Lebhaftigkeit der kleinen Insekten beobachten kann, die sich bei stärker werdender Lichtintensität bis zu einer heftigen Nervosität des ganzen Volkes steigert. Die Mitteilung Eidmanns (1926), daß sich die Sammeltätigkeit der Waldameisen bis zum Sonnenuntergang dauernd erhöht, um dann ziemlich plötzlich zu sinken und im allgemeinen des Nachts gering zu bleiben, ergänzt meine Beobachtungen. Dies verschiedene Verhalten der Waldameisen an sonnigen und trüben Tagen und nach Einbruch der Dunkelheit hat man bisher fast ausschließlich aus dem Vorhandensein oder Fehlen der Wärmestrahlen erklärt. Es wäre interessant durch entsprechende Versuche festzustellen, ob nicht auch den Ocellen von *Formica rufa pratensis* und somit dem Sonnenlicht eine gewisse Bedeutung für die Anregung oder Beschleunigung der Bewegungen zukommt.

Die Beobachtung, daß an den der prallen Sommersonne ausgesetzten Kolonien, die grell beschienene Nestseite nur an den Eingangsöffnungen ein starkes Gewimmel zeigte, die hell besonnten Straßen im Gegensatz zu den Jagdgebieten im schattigen Waldinnern nur schwach begangen waren, und die meisten Ameisen an der den Lichtstrahlen abgewandten Nesthügelseite zu finden waren, ließ mich vermuten, daß sich *F. rufa pratensis* bei längerer, intensiver Besonnung negativ phototaktisch verhält. Dies erklärt sich aus der Struktur des Komplexauges der Waldameise. Gegenstände in nächster Umgebung kann sie nur schlecht sehen, da schräg in das Auge einfallende Lichtstrahlen nicht durch die schmalröhrigen Einzelfacetten (Ommatidien) bis zur Netzhaut vordringen, sondern bereits von den pigmentierten Facettenwänden absorbiert werden. Dagegen reagiert sie sehr scharf auf große, entfernte, stabile Lichtquellen (Sonne!) Hieraus erklärt sich auch die Bedeutung, die den Komplexaugen für die Orientierung zukommt. Da die Ameisen auch ultraviolette Strahlen wahrzunehmen vermögen und sich gegen diese sogar am allerempfindlichsten verhalten (vgl. Escherich 1917), ist das Bestreben einer starken Einwirkung von Lichtstrahlen auszuweichen noch besonders erklärlich. Umgekehrt lassen mich einzelne Beobachtungen die bestimmte Vermutung äußern, daß die Waldameisen bei zu geringer Besonnung ihres Nestes auswandern (vgl. Nest II 7 u. II 7 a Größentabelle). Diese verschiedenen Wahrnehmungen

veranlaßten mich, das Lichtbedürfnis von *F. rufa pratensis* zu bestimmen. Ausgehend von dem Gedanken, daß die Waldameisen je nach dem Grad ihres Lichtbedürfnisses auch den Standort ihrer Nester wählen, versuchte ich an einer größeren Anzahl von Kolonien die Größe der jeweils besonnten Kuppelfläche im Verhältnis zur ganzen Nestkuppel zu bestimmen. Diese sowohl, wie die mit dem menschlichen Sehvermögen wahrzunehmende Lichtstärke habe ich in folgender Tabelle fixiert. Bei den offen liegenden Nestern beobachten wir eine zunehmende und absteigende Zahlenreihe, aus der man leicht die Zeit der stärksten Lichteinwirkung ablesen kann (s. Kursivdruck). Anders ist es bei den Nestern im Bestandsinnern. Das nur gedämpft durch die Baumkronen dringende Sonnenlicht löst sich in viele kleinere und größere Lichtflecke auf, deren Intensität und Lage dauernd und zwar verhältnismäßig schnell wechseln (s. o.). Daher finden wir hier die sprunghaften Schwankungen in den einzelnen Prozentangaben.

Die Tabelle zeigt die größte Verschiedenheit in der Besonnung der einzelnen Nester. Von einem Maximum an Licht, das Nest V 11 empfängt, bis zu dem Minimum des Nestes V 3 finden sich ungefähr alle Abstufungen vertreten. Wenn wir bedenken, daß diese Beobachtungen bei 0% Bewölkung angestellt wurden, daß aber die durchschnittliche Jahreszahl der unbewölkten Tage besonders bei den klimatischen Verhältnissen des Beobachtungsgebietes relativ klein ist, so müssen wir daraus schließen, daß auch die jährliche Besonnung der betreffenden Kolonien ganz erheblich unter der für die letzten Tage des August 1927 errechneten Prozentangabe liegt. Ich glaube aus diesen Beobachtungen schließen zu können, daß das direkte Sonnenlichtbedürfnis von *F. rufa pratensis* im Verhältnis zu Wärme und Feuchtigkeit klein ist und praktisch nur selten, so namentlich bei der noch zu besprechenden Pflanzeninvasion in Erscheinung tritt.

Zusammenfassend sei noch einmal kurz gesagt: Es wäre interessant festzustellen, ob nicht auch den Ocellen von *Formica rufa pratensis* eine gewisse Bedeutung für die Photokinese zukommt. Aus meinen Beobachtungen glaube ich schließen zu dürfen, daß sich *Formica rufa* bei längerer intensiver Besonnung negativ phototaktisch verhält. Die Bedeutung des direkten Sonnenlichtes für die Ameisen, für die Entwicklung ihrer Brut und für die Standortwahl ihrer Kolonien scheint mir im Verhältnis zu der Wichtigkeit der anderen beiden klimatischen Hauptfaktoren, der Wärme und Feuchtigkeit nicht sehr wesentlich zu sein, worauf auch die Metamorphose schließen läßt, die sich im allgemeinen ohne Hinzutreten des direkten Sonnenlichtes abspielt. Da sich diese Ansichten aber nur auf Beobachtungen in freier Natur stützen, wo sich Licht- und Wärmeeinfluß erst innerhalb der Nestkuppel trennen, müssen sie noch durch experimentelle Untersuchungen ihre Korrektur oder Bestätigung finden.

Einfluß des direkten Sonnenlichtes auf die Nesthügel der roten Waldameise.

Beobachtet am 29., 30. u. 31. August 1927. Bewölkung an allen Tagen 0%.
(In Prozenten geschätzt)

Nest	6h %	7h %	8h %	9h %	10h %	11h %	12h %	Beschreibung der durchschnittlichen Lichtstärke	13h %	14h %	15h %	16h %	17h %	18h %	18^{30} %	Durchschnitt %
I 1	—	—	—	5	50	20	80	ziemlich gedämpft	25	25	10	25	—	—	—	20
I 2	—	—	5	5	40	50	30	gedämpft	90	50	40	—	—	—	—	25,8
I 3	—	—	—	5	35	35	15	sehr gedämpft durch Pflanzen-Invasion	5	15	30	—	—	—	—	11,7
I 4	—	—	—	—	5	75	90	ziemlich stark	95	80	70	5	—	—	—	35
I 5	—	—	—	—	10	95	65	ziemlich stark	80	40	60	—	—	—	—	29,2
I 6	—	—	—	—	—	75	70	ziemlich stark	50	45	30	—	—	—	—	22,5
I 7	—	—	—	—	—	40	5	ziemlich stark	25	50	80	40	—	—	—	20
I 8	—	—	—	20	95	95	50	teilweise ziemlich stark	70	15	—	5	10	—	—	30
I 9	—	—	—	—	25	25	5	gedämpft	25	25	30	25	10	—	—	14,2
I 10	—	—	—	45	45	45	10	sehr gedämpft durch Rubus-Hecken	10	20	30	15	15	—	—	19,6
I 11	—	—	20	25	25	25	5	sehr gedämpft durch Pflanzen-Invasion	40	40	25	5	—	—	—	17,5
I 12	—	—	*55*	*70*	*90*	*90*	*90*	*stark*[1])	*80*	*75*	*60*	*50*	—	—	—	*55*
I 13	—	—	—	—	—	35	15	ziemlich gedämpft	10	30	35	60	20	5	—	17,5
V 1	—	10	5	5	5	15	25	gedämpft	30	10	20	15	—	—	—	11,7
V 2	—	15	10	70	10	40	15	gedämpft	25	25	25	10	10	—	—	21,3
V 3	—	—	5	50	10	15	15	gedämpft	10	5	5	—	—	—	-	**9,6**
V 4	—	5	20	—	50	65	—	gedämpft	60	25	5	—	—	—	—	19,2
V 5	—	—	5	10	45	10	45	gedämpft	10	20	5	—	—	--	—	12,5
V 6	—	5	5	10	10	20	10	gedämpft	60	25	5	5	—	—	—	12,9
V 7	70	25	10	5	5	75	35	gedämpft	70	5	5	—	—	—	—	25,4
V 8	—	—	5	15	35	30	40	gedämpft	35	25	20	10	—	—	—	17,9
V 9	—	*70*	*75*	*75*	*80*	*90*	*95*	*stark*	*90*	*85*	*30*	*30*	—	—	—	*60*
V 10	—	*70*	*75*	*80*	*90*	*100*	*100*	*stark*	*100*	*100*	*70*	*5*	—	—	—	*65,9*
V 11	—	*70*	*75*	*80*	*90*	*98*	*99*	*stark*	*95*	*95*	*90*	*80*	—	—	—	**72,7**
V 12	—	—	10	—	15	35	45	gedämpft	40	15	10	25	10	—	—	17,3
V 13	25	—	—	—	40	100	100	stark	99	98	80	75	—	—	—	51,4
V 14	*60*	*60*	*65*	*90*	*95*	*95*	*95*	*stark*	*95*	*85*	*20*	*20*	*5*	—	—	*65,8*
V 15	70	65	80	90	90	85	80	ziemlich stark	—	20	—	—	—	—	—	48,3

[1]) Die Bezeichnung „sehr stark" kommt nur im Hochsommer bei stärkster Lichtintensität der Sonne in Anwendung.

2. Verhalten der Ameisen zur Wärme.

Das Gesagte weist darauf hin, daß eine Sonnenbestrahlung des Nesthügels hauptsächlich wegen der damit verbundenen Wärmezufuhr für die Ameisen wichtig ist. Demnach ist die Temperatur neben der Feuchtigkeit für die Existenz der Ameisen hauptbestimmend. Mit dem Steigen des Thermometers erhöht sich auch die Lebensintensität der stenothermen Individuen bis zu einem gewissen Grad, der das Optimum bedeutet. Bei *F. rufa* liegt dieses nach Steiner (1925) zwischen 23 und 29° C, das Minimum, wie bei allen Insekten, etwa bei — 15° C, eine Temperatur, die selbst in den strengsten Wintern nie im Erdnest, wo das Volk überwintert, erreicht wird, das Maximum etwa bei 40° C. Der bei den Bienen schon länger bekannte Wärmehaushalt ließ bei den ähnlich organisierten Waldameisen analoge Verhältnisse vermuten. Die Bestätigung dieser Annahme brachten zahlreiche Arbeiten von Forel, Fielde, Herter, Steiner u. a., die übereinstimmend gezeigt haben, daß die Nestkuppel den Ameisen einen ganz hervorragenden Schutz gegen plötzliche Temperaturschwankungen bietet, und die Waldameisen in der Lage sind, durch eine jeweilige Anpassung im Nestbau die klimatischen Einflüsse dem Optimum zu nähern. Da mir zur Zeit meiner Beobachtungen Fachliteratur nur in beschränktem Maß zur Verfügung stand, habe ich, angeregt durch Escherichs Buch „Die Ameise“ (1917) mich unabhängig von den oben erwähnten Arbeiten, soweit dies von Interesse für Biologie der roten Waldameise ist, mit dem Wärmehaushalt von *F. rufa* beschäftigt. Die hierfür ausgeführten Temperaturmessungen wurden in acht Beobachtungen tabellarisch zusammengestellt. Ehe ich auf die hierbei gemachten Wahrnehmungen näher eingehe, möchte ich in einigen Worten die Durchführung der Messungen behandeln. Zur Verfügung stand mir ein gewöhnliches Thermometer, das durch Vergleich mit einem geeichten Satz auf 0,3° Fehler korrigiert war. Jede Beobachtung umfaßte durchschnittlich 1—2 Stunden, wobei auf das Einzelnest rund 20 Minuten entfielen. Die in der Tabelle angegebene Zeit ist das Mittel aus der Uhr-Ablesung zu Beginn und am Ende einer oder mehrerer Messungen. Nachdem ich festgestellt hatte, daß in einem Zeitraum von 5 Minuten des Thermometer die jeweils herrschende Wärme genau angab, begann ich die Messungen. Sie geschahen nach einigen Vorversuchen, welche die erste und zweite Beobachtung darstellen, in folgender Reihenfolge:

1. Nestmessung I an der tagsüber besonnten Hügelseite.
2. Messung der Lufttemperatur.
3. Nestmessung II an der tagsüber der Sonne abgewandten Hügelseite.

Die Einführungstiefe betrug bei den ersten sechs Beobachtungen 25 cm, mit Ausnahme der Temperaturmessungen an Nest I 11, wo der in der Kuppel liegende Stock das Thermometer nur 15 cm tief eindringen ließ. — Nachdem die Nestmessung I ausgeführt war, reinigte ich das

Thermometer von dem daran hängenden Nestmaterial und rieb es mit einem Tuch trocken, um eine Verdunstung der mitunter anhaftenden Feuchtigkeit und eine damit verbundene ungenaue Messung zu vermeiden. Das an einem langen Stock hängende Thermometer führte ich dann in leichter Pendelbewegung um das Nest herum, so daß es die Wärme der etwa 1 m starken den Ameisenhaufen umgebenden Luftschicht bestimmte. Hierauf folgte die Nestmessung II. Bei Regen und Sonnenschein setzte ich die Untersuchungen aus dem eben angeführten Grunde aus. Die Beobachtungen geschahen nach folgenden Gesichtspunkten:

1. Nachweis der Insolation, 2. Nachweis des Wärmeverlustes an die Umgebung, 3. Nachweis der Atmungswärme.

Betrachten wir jetzt die Tabelle, so finden wir eine sehr schwankende Differenz zwischen Luft- und Nesttemperatur. Immer ist letztere größer, teilweise sogar ganz bedeutend, eine Erscheinung, auf die auch Escherich (1917) hinweist. Das Differenzmaximum von 13,25° C zeigt deutlich, welche große Wichtigkeit die Nestkuppel für die Isolierung der Nestwärme gegen die Lufttemperatur hat.

Um die Einwirkung der Insolation nachzuweisen, bestimmte ich die Wärme an der tagsüber besonnten Seite der Nestkuppel (I) und dann auf der beschatteten Hälfte (II). Das auf einer freien Kulturfläche liegende Nest I 11 zeigt, da es von allen Seiten gleichmäßig besonnt und beschattet (Pflanzeninvasion!) ist, auch die gleichen Wärmegrade an den verschiedenen Seiten. Diese Beobachtung und die aus der Tabelle zu ersehenden merklichen Unterschiede in den Temperaturzahlen der anderen Nester weisen auf die Bedeutung der Sonnenstrahlen für den Wärmehaushalt einer Kolonie hin. — Neben der Insolation, die im positiven Sinne die Temperatur des Ameisennestes beeinflußt, müssen als wesentliche negative Faktoren Luft- und Bodentemperatur genannt werden. Die dritte Spalte jeder Beobachtung zeigt sehr schön die durchschnittliche Tagestemperaturkurve. Das Maximum liegt in den Mittagsstunden (5. Beob.). Das Minimum in den frühen Morgenstunden zur Zeit der Taubildung (4. und 5. Beob.). Die Ameisenhügel geben dauernd einen Teil der aufgespeicherten Wärme an ihre Umgebung durch Verdunstung der Hügelfeuchtigkeit (ich sah die Ameisenhaufen zuweilen stark dampfen) und durch Wärmeausstrahlung ab. Bei windstillem Wetter ließen sich auch in nächster Nähe der Nestkuppel höhere Lufttemperaturgrade feststellen als in größerer Entfernung von dem Ameisenhaufen. Deutlich zeigt dies auch die 7. Beobachtung. Die größte Wärme findet sich im Zentrum der Nestkuppel. Von hier läßt sich eine Temperaturabnahme nach dem Erdnest (Bodentemperatur) und den äußeren Hügelschichten hin (Lufttemperatur) wahrnehmen. Eine Ausnahme macht Kolonie I 13, die schon 2 cm unter der Nestkuppel gegenüber der Lufttemperatur einen Wärmeunterschied von 8° C aufweist. Die Messung geschah hier an einer Stelle, wo die isolierende, durch dichte, kompakte Schichtung des Baumaterials gekenn-

Temperaturmessungen an Nestern der roten Waldameise.

Erste Beobachtung 12. IX. 1927, Wetter: windig, regnerisch, keine Sonne.

Nest	Zeit	Luft-temperatur	Nesttemperatur
I 1	13^{30}	11,25°	19,25°
I 2	13^{40}	11,50°	22,00°
I 4	13^{55}	11,50°	14,00°
I 6	14^{30}	11,50°	13,50°
IV 1	—	—	—
IV 2	—	—	—

Zweite Beobachtung 12. IX. 1927, Wetter: windig, regnerisch, keine Sonne.

Nest	Zeit	Luft-temperatur	Nesttemperatur I	Nesttemperatur II
IV 2	18^{00}	10,00°	17,50°	14,00°
IV 1	18^{15}	9,50°	14,50°	13,00°
I 6	18^{45}	9,50°	—	13,25°
I 4	19^{00}	9,50°	—	17,00°
I 2	—	—	—	—
I 1	—	—	—	—

Dritte Beobachtung 13. IX. 1927, morgens frisch, kalt; nachm. regnerisch.

Nest	Zeit	Luft-temperatur	Nesttemperatur I	Nesttemperatur II
IV 2	7^{25}	8,10°	19,00°	13,50°
IV 1	7^{55}	8,00°	14,00°	12,50°
I 2	16^{45}	10,50°	21,50°	—
I 13	17^{15}	10,00°	18,00°	13,00°
I 6	17^{45}	10,00°	15,00°	12,50°
I 4	18^{10}	10,00°	—	13,00°
I 11	—	—	—	—

Vierte Beobachtung 14. IX. 1927, Vollmondnacht, starke Bewölkung, windig.

Nest	Zeit	Luft-temperatur	Nesttemperatur I	Nesttemperatur II
IV 2	2^{15}	8,50°	17,00°	11,50°
IV 1	2^{35}	8,50°	13,00°	12,00°
I 2	—	—	—	—
I 13	3^{00}	8,25°	21,50°	12,50°
I 6	4^{00}	8,00°	12,50°	12,00°
I 4	4^{15}	8,00°	18,00°	15,00°
I 11	4^{45}	7,00°	14,00°	—

Fünfte Beobachtung 15. IX. 1927, Nebelgewölk, diffuse Strahlung, warm, windstill, hohe Luftfeuchtigkeit.

Nest	Zeit	Luft-temperatur	Nesttemperatur I	Nesttemperatur II
IV 2	4^{45}	10,00°	19,00°	14,00°
IV 1	5^{40}	10,00°	13,50°	13,00°
I 11	6^{00}	9,50°	14,00°	14,00°
I 13	9^{00}	11,00°	22,50°	14,00°
I 6	12^{45}	13,50°	17,00°	15,50°
I 4	12^{55}	13,50°	19,00°	18,00°

Sechste Beobachtung 15. IX. 1927, windstill, bedeckt, regnerisch, warm, 16. IX 1927 windstill, bedeckt, regnerisch, warm.

Nest	Zeit	Luft-temperatur	Nesttemperatur I	Nesttemperatur II
I 11	20^{20}	11,75°	16,00°	16,00°
I 13	20^{45}	11,50°	22,50°	16,00°
IV 2	21^{20}	11,25°	22,00°	16,50°
I 4	22^{25}	12,50°	22,50°	19,00°
I 6	22^{45}	12,00°	18,00°	16,00°
I 11	23^{10}	11,50°	15,50°	15,50°

Siebte Beobachtung. Temperaturmessungen in verschiedenen Nesttiefen 15. u. 16. IX. 1927.

Nest	Zeit	Luft	Nesttiefe 2 cm	5 cm	10 cm	15 cm	25 cm
IV 2	5^{15}	10,00°	—	13°	—	—	14°
I 13	9^{00}	11,00°	19°	—	22°	—	22,5°
I 2	19^{10}	12,25°	—	—	23°	24°	24°
I 1	20^{00}	11,50°	—	—	20°	20°	21°

Achte Beobachtung. Temperaturmessungen an verschieden stark von Ameisen besetzten Neststellen 14. u. 16. IX. 1927.

Nest	Zeit	Luft	Tiefe	Ameisen-Anzahl sehr wenig	wenig	viel	sehr viel
I 13	3^{00}	8,25°	3 cm	10°	11°	16°	20°
I 4	4^{15}	8,00°	3 cm	—	10°	—	17°
I 2	18^{50}	12,25°	3 cm	14,75°	16,25°	20°	23°
I 1	19^{35}	12,00°	3 cm	13,50°	14°	15°	20°

Zusammenfassung.

Lufttemperatur.	Nesttemperatur (25 cm Tiefe).	Differenz.
Maximum . . 13,50° C	Maximum . . 24,00° C	Maximum . . 13,25° C
Minimum . . 7,00° C	Minimum . . 11,50° C	Minimum . . 2,00° C

zeichnete Kuppeldecke von den Nestbewohnern durchbrochen und eine starke Ansammlung von Ameisen zu beobachten war.

Die letztgenannte Erscheinung, die analog den Bienen auf eine Temperaturerhöhung durch Erzeugung von Atmungswärme zurückzuführen ist, konnte ich verschiedentlich wahrnehmen. Besonders fiel sie mir an Nest I 4 auf (8. Beob.). Die Ameisen saßen in dichter Menge fast regungslos an der vom Mond beschienenen Hügelseite. Das mitten in diese Ansammlung versenkte Thermometer zeigte 17° C, während ich zehn Zentimeter von dieser Stelle entfernt, wo sich nur wenig Ameisen aufhielten, die aber auch dem Mondlicht ausgesetzt war, nur 10° feststellen konnte. Das Thermometer sank, obwohl ich es nur oberflächlich in die „Ameisenversammlung" hielt, tiefer in das Nest ein, ein Zeichen, daß an diesen Stellen die Kuppeldecke durchbrochen war. Das Öffnen und Schließen der isolierenden Oberflächenschicht ließ sich öfters beobachten. Schon oben habe ich erwähnt, daß die Ameisen an der von der Sonne grell beschienenen Nestseite an den Eingangsöffnungen in großer Nervosität herumwimmelten: Sie erweiterten die Öffnungen, um die Wirkung der Insolation zu erhöhen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *F. rufa* einen an die Bienen erinnernden Wärmehaushalt aufweist. Die größte Bedeutung kommt hierbei den äußeren klimatischen Faktoren zu, so namentlich der Insolation, der Boden- und Lufttemperatur, erstere im positiven, letztere beiden im negativen Sinne. Durch geeignete Maßnahmen, wie Öffnen und Schließen der Kuppeldecke, erhöhen die Nestbewohner die Einwirkung der Sonnenstrahlung oder mindern sie herab. Im Zentrum des Hügels herrscht die höchste Wärme, nach dem Boden (Erdnest) und den äußeren Nestschichten hin nimmt sie ab. Eine hervorragend isolierende Fähigkeit gegen die Lufttemperatur besitzt die Kuppeldecke. So ist es möglich, die am Tage durch Insolation aufgespeicherte Wärme bis zum anderen Tage im Nestinnern zu erhalten. Wie bei den Bienen kommt auch bei den Waldameisen eine Wärmeproduktion der Einzelindividuen vor, die durch dichte Ansammlungen eine merkliche Steigerung der Nestwärme hervorzubringen vermögen. Die Erzeugung dieser sogenannten Atmungswärme scheint namentlich in kühlen Herbstnächten eine häufige Erscheinung zu sein. Steiner nimmt hierfür eine bestimmte Reiztemperatur von 10 bis 14° C an. Diese sowohl, wie auch die von Steiner genannte unterste Aktivitätsgrenze von 10—14° weicht von meinen Beobachtungen etwas ab. Da ich an Nest I 13 bei 8,25° Lufttemperatur noch eine lebhafte Tätigkeit feststellen konnte, nehme ich mit Stumper (1922) eine unterste Aktivitätsgrenze von 8—10° an. Auch die Reiztemperatur liegt etwas tiefer (8 bis 14° C) als Steiner angibt. Im übrigen decken sich meine Beobachtungen aber völlig mit den Ergebnissen seiner umfangreichen Arbeit. Besonders bemerkenswert ist die Feststellung Steiners, daß häufige Beschädigungen der Kuppeldecke, wie man sie sehr oft an Ameisenhügeln, die in der

Nähe größerer Städte liegen, beobachten kann, einen empfindlichen dauernden Wärmeverlust hervorrufen, der sich namentlich sehr nachteilhaft auf die Metamorphose von *F. rufa* auswirkt.

3. Verhalten der Ameisen zur Feuchtigkeit.

Die Feuchtigkeit ist der letzte der wichtigsten Lebensfaktoren. Ohne sie ist eine Entwicklung des Insekts zur Imago gleichfalls nicht denkbar. Leider fehlten mir die nötigen Instrumente, um einige Messungen vornehmen zu können.[1]) Doch schon aus der Anlage des Nestes in den feuchten durch starke Nebelbildung gegen zu große Ausstrahlung geschützten Tälern und in Beständen mit hoher stagnierender Luft- und Bodenfeuchtigkeit konnte man sehen, daß hier von den Ameisen ein für sie bedeutendes Lebenselement aufgesucht wird. Natürlich gibt es auch hier wieder ein Maximum und Minimum, Extreme, welche die Ameisen abzuschwächen suchen, vorerst nicht durch Aufgabe ihrer Wohnung — das ist erst die letzte Möglichkeit —, sondern durch Anpassung im Nestbau an die veränderten klimatischen Verhältnisse. Die Größentabelle zeigt dies schön:

1. Im kühlen, dunkeln Bestandsinnern bauen sie spitzkegelförmige, hohe Nester (Distrikt 32).

2. Im lichten Kiefern-Eichenmischbestand wölben sie ihre Hügel bei geringer Höhe glockenförmig (Distrikt 28).

3. Im Saumschlag und an Abfuhrwegen bauen sie das Nest mit dem konstanten Größenverhältnis. (Klimatische Ausgeglichenheit.)

4. Auf Windwurfflächen, Kulturen und an Waldrändern beziehen sie alte Baumstrünke.

5. Im lockeren Boden am Waldrand bauen sie die flachen, aber tiefen Trichternester (vgl. Abb. 2).

6. Im Ödland und an stark dem Wind ausgesetzten Standorten finden wir flache, oft unauffällige, kleine tellerförmige Nestanlagen, die meist nur kleine Völker bewohnen (vgl. Nest VII 4, VII 5 u. VII 9).

Wir sehen, die Kuppeln werden bei kühlerer Temperatur und größerer Feuchtigkeit höher und gewölbter, bei steigender Temperatur, Trockenheit und bei dem Wind exponierten Standorten niedriger und flacher, bis die Ameisen schließlich in Gebieten mit sehr extremem Klima und plötzlichen Temperaturschwankungen das Bauen eines Hügels überhaupt unterlassen und sich lediglich auf das Erdnest beschränken, das ihnen in diesem Fall auch den besten Schutz gewährt (vgl. Escherich 1917). Die letztere Bauart hat den Zweck, die Verdunstung der Feuchtigkeit möglichst zu beschränken und einerseits den heißen Sonnenstrahlen, andererseits dem die Nesttemperatur negativ beeinflussenden Wind (Steiner 1925) eine möglichst geringe Fläche zu bieten. Je höher und gewölbter dagegen die Haufen gebaut sind, „desto

[1]) Genaue Untersuchungen hierüber hat Herter (1925) angestellt.

leichter läuft das Regenwasser ab und desto größer ist auch die Verdunstungs- wie die Heizoberfläche“ (Wasmann 1900). Als Regenschutz deute ich hier die spaltförmigen, schmalen Eingänge an den steilen Hügelseiten, die von oben meist etwas überbaut waren (Schutzdach!). Die an den Nestwänden emporsteigenden kraterähnlichen Sand- und Mulmauswürfe,

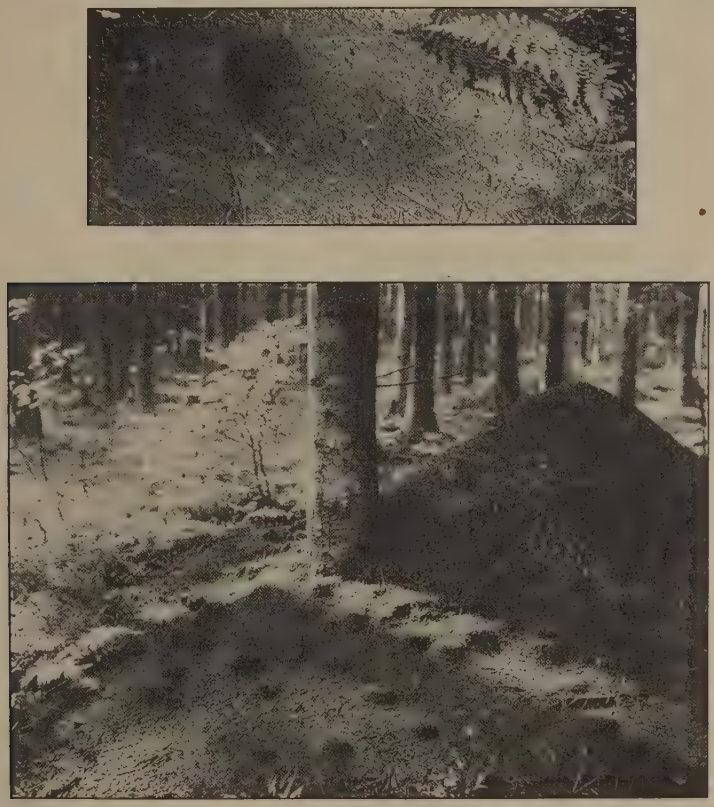


Abb. 8. Pilzförmige Mulmauswürfe an der Seitenwand von Nest V 6.

die ich in erster Linie in der Siedlung V beobachtete und die teils an die Nestöffnungen der *Messor*-Arten erinnerten, teils pilzförmige Erhebungen mit einer kleinen Eingangsöffnung zeigten, lassen sich auch sehr gut als Schutz gegen das ablaufende Regenwasser erklären (vgl. Abb. 8). Wir dürfen diese Erscheinung nicht mit den Trichteröffnungen in der welligen Sandperipherie verwechseln (Abb. 2). Handelt es sich in der Ausführung auch um die gleiche Tätigkeit, nämlich um das Aufwerfen der herausminierten Erde, so haben wir bei dem Trichternest gerade das

Bestreben in die tieferen, feuchten Nestschichten vorzudringen, im anderen Fall dagegen eine Schutzmaßnahme gegen zu große Feuchtigkeit zu erblicken.[1]) Letzteres zeigt uns besonders Nest V 6, das unmittelbar in höchster stagnierender Bodenfeuchtigkeit liegt; der untere Teil des an einen Wassergraben anstoßenden Nestes ist bereits geräumt. Aber auch im stark bewohnten Obernest mußte ich bei sonnigem Wetter 20 cm tief graben, ehe ich auf trockenes Nestmaterial stieß, während ich im Vergleich hierzu bei anderen Nestern kaum eine 5 cm starke Feuchtigkeitsschicht nach Regen feststellte (vgl. Huber 1810, Steiner 1925). Das Wasser zog demnach höchstwahrscheinlich aus dem überfeuchten Boden in das Nest herauf. Ähnliches beobachtete ich auch an dem merkwürdigen Stocknest I 3. Die tieferen, feuchten Nestpartien trugen gleichfalls die pilzförmigen Erdauswürfe. Die sonnig und luftig gelegenen Stockteile hatten die Ameisen zum Hauptaufenthaltsort gewählt (vgl. Abb. 5 und 6). Solche extreme Feuchtigkeitsgrade sind als durchaus nachteilig für die betreffenden Kolonien anzusehen. Können wir doch in den meisten Fällen die Anlage eines Ameisenhaufens im mehr oder weniger großen Regenschatten eines Baumes, Strauches usw. beobachten, wie überhaupt aus der Standortwahl die Tendenz nach möglichster Ausgeglichenheit der klimatischen Faktoren hervorgeht. Trotz der bewundernswerten Plastizität im Nestbau, durch welche sich die Ameisen an jedes einigermaßen Lebensmöglichkeit bietende Klima anpassen, dürfen wir nicht vergessen, daß es auch hier eine Grenze gibt. Im allgemeinen aber läßt sich sagen, daß vom Standpunkt der Bioklimatologie aus betrachtet die rote Waldameise genau so wie ihre der *Lasius*-Familie angehörenden Verwandten in Mitteleuropa überall zahlreich vorkommen kann; daß dies nicht so ist, sondern daß *F. rufa* einem teilweise starken Auftreten in einer Gegend, anderswo ein relativ seltenes Erscheinen gegenüberstellt, hängt, wie wir noch sehen werden, mit ihrer eigenartigen Vermehrung zusammen (vgl. Eidmann 1926).

IV. Ameisen und Pflanzen.

Während meiner Nest- und Temperaturmessungen hatte ich Gelegenheit die Stellung, welche die Waldameisen in der Lebensgemeinschaft von Pflanzen und Tieren (Biozönose) einnehmen, näher kennen zu lernen. Meine hierüber gesammelten Aufzeichnungen möchte ich im Folgenden wiedergeben.

Über das Verhältnis von *F. rufa* zu Pflanzen dürfte mit Ausnahme der interessanten Ergebnisse, die Sernanders Arbeit über die Pflanzenverbreitung durch Samentransport brachte, und einer kurzen Mitteilung Holmgrens über die Pflanzeninvasion auf *F. rufa*-Nester in Lappland[2])

[1]) Die pilzförmigen Auswürfe finden sich auch nur an Nestern im Bestandsinnern.
[2]) Vgl. Literatur.

noch nicht allzuviel bekannt sein. Man weiß, daß vorwiegend indirekte Beziehungen bestehen, die sich zum größten Teil in dem Verhalten der Waldameisen zu Pflanzenschädlingen äußern. Auf dieses Gebiet will ich aber erst später zu sprechen kommen. Von direkten Beziehungen konnte ich zwei Fälle beobachten. Es handelte sich hierbei

1. um Einwirkung der Ameisensäure auf in unmittelbarer Nestnähe befindliche Pflanzen,
2. um Bedrohung der Nester durch Pflanzeninvasion.

Beide Erscheinungen hängen eng zusammen.

1. Einfluß der Ameisensäure auf die Flora.

Den Einfluß der Ameisensäure auf Fichte (*P. excelsa*), Buche (*F. silvatica*), Ohrweide (*Salix aurita*) und *Rubus*-Arten konnte ich an den verschiedensten Kolonien beobachten, besonders schön am Doppelhügelnest Nr. 1 (*Rubus*-Arten; vgl. Abb. 7) und Nr. 2 (Fichte). Die in allernächster Umgebung des Nestes befindlichen Pflanzenteile zeigten rötliche Nadeln und große rotbraune Flecken auf den Blättern.[1]) Die entfernteren Teile derselben Pflanze hatten ein völlig normales Aussehen. Bei *Galeopsis tetrahit* konnte ich diese Erscheinung nicht feststellen. Leider fand ich nicht mehr Zeit, experimentell den Nachweis zu führen, daß die Ameisensäure die Verfärbung der Pflanzenteile hervorruft. Diese Annahme ist jedoch sehr wahrscheinlich. Eine auffallende Einwirkung der Ameisensäure auf das Chlorophyll der einem Nesthügel benachbarten Pflanzen („ein freudiges Dunkelgrün"), wovon B. Mayer berichtet, konnte ich nicht wahrnehmen. Von praktischer Bedeutung sind diese Beobachtungen nicht.

2. Bedrohung der Nester durch Pflanzeninvasion.

Weit wichtiger ist die Pflanzeninvasion auf Nester der roten Waldameise. Sie ist bereits von Holmgren im Anschluß an seine Arbeit über die Moosinvasion auf Nesthügel von *F. exsecta* Nyl. kurz berichtet worden. „Während die *Rufa*-Haufen im mittleren Schweden (Upland) nur selten durch eingedrungene Vegetation charakterisiert werden, sind sie in Gallivare Lappmark oft sogar in der Regel von Pflanzen usurpiert. Diese Pflanzen sind gewöhnlich *Vaccinium vitis idaea*, *myrtillus* und *uliginosum* und *Rubus chamaemorus*. Das Pflanzenkleid kriecht von der Basis des Haufens aufwärts, in dem es die Ameisen aufwärts verdrängt." (Holmgren 1904.) Bei meinen Beobachtungen handelt es sich um die gleiche Erscheinung. Die Moose überziehen meist erst die Nestteile, wenn sie bereits verlassen sind. Die Invasion betrachte ich als Folge der schon erwähnten Üppigkeit der Waldbodenflora. Die hauptsächlichsten Vertreter möchte ich hier anführen:

[1]) Während die Blätter vertrocknet schienen, glich das Aussehen der Fichtennadeln mehr einem Befall von *Chrysomyxa abietis* als einem vertrockneten Pflanzenteil.

In feuchten Tälern und feuchten Beständen	In feuchten Schlägen (Windwurf)	auf Kulturen und am Waldrand
Polytrichum commune u. a.	*Oxalis acetosella* } zumeist in	viele Gramineen u. *Galium*
Hylocomium splendens.	*Asperula odorata* } Buchen.	*silvestre.*
Equisetum arvense und *silvaticum.*	*Epilobium angustifolium* u. a.	*Galeopsis tetrahit.*
Aspidium u. *Galium*-Arten	*Sambucus racemosa.*	***Rubus idaeus*** u. a.
Blechnum Spicant.	*Galeopsis tetrahit.*	*Carduus crispus* u. a.
Salix aurita-Ausschläge.	*Impatiens noli tangere.*	*Sorbus aucuparia.*
Alnus glutinosa.	*Senecio Fuchsii.*	*Sarothamnus scoparius.*
		Epilobium angustifolium.

Von diesen bilden die Moose, Gramineen, *Galeopsis tetrahit* und *Rubus*-Arten weitaus die Mehrzahl. Unter ihnen neigen zur Nestinvasion auf Grund ihres massenhaften Auftretens an erster Stelle *Galeopsis tetrahit*, *Galium silvestre* und die *Rubus*-Arten. Letztere überranken die Nester, erstere bewachsen die Hügel. Bei der Pflanzeninvasion sind natürlich verschiedene Grade zu unterscheiden. Ein Waldrandnest zeigte z. B. im November 1926 fast kein Eindringen von Pflanzen. Im August 1927 war es stark mit *Galeopsis tetrahit* bestanden. Bei einer anderen Kolonie beobachtete ich ein Vordringen von *G. tetrahit* an der einen Seite der Neugründung. Das völlige Überwachsen des Nesthügels durch *G. tetrahit* und einige *Impatiens noli tangere* zeigt Abb. 9, die das in den Abb. 5 u. 6 festgehaltene Stocknest in seinem vorgefundenen Zustand wiedergibt. Auch hier war im vergangenen Jahr die Invasion noch längst nicht so stark. Das von einem starken Volk besiedelte Kulturnest I 11 fand ich bis auf die oberste Spitze gänzlich von *Galium silvestre*, Gramineen und *G. tetrahit* überwachsen. An der Invasion anderer Nester beteiligten sich neben den obengenannten Pflanzen noch das Weidenröschen (*Epilobium angustifolium*) und die Ohrweide (*Salix aurita*). Der Vorgang ist genau der gleiche wie bei *Formica exsecta* und den Moosen, indem die Pflanzen von der Nestbasis am Hügel herauf wachsen. Am gefährdetsten sind die Nester in feuchten Schlägen und auf Windwurfflächen (vgl. Größen-Tabelle), wo der Sonneneinfluß eine üppige Vermehrung der Pflanzenwelt hervorruft. Ursache der Invasion sind demnach für die Pflanzen günstige Lebensbedingungen, welche die humosen, feucht-warmen Nesthügel im höchsten Maße gewähren. Vielleicht wird zum Teil die Ansamung durch die Ameisen selbst veranlaßt. Jedoch sind höchstens *G. tetrahit* und *Impatiens noli tangere* „myrmekochore Pflanzen" im Sinne Sernanders.

Für die Pflanzen bringen diese unmittelbaren Beziehungen mehr Vor- als Nachteile, wie die dicht bevölkerten, völlig überwachsen Ameisennester zeigen. Der Einfluß der Ameisensäure ist zu gering, um den vielen Pflanzen gefährlich zu werden, zumal an der wichtigsten Art, *Galeopsis tetrahit*, gar keine schädliche Einwirkung zu beobachten ist. — Anders die Ameisen! Die Pflanzeninvasion bedingt mit der Zeit eine

gänzliche Umgestaltung der klimatischen Verhältnisse. Abgesehen davon, daß durch die eingedrungenen Pflanzen die Bestrahlung des Nesthügels durch die Sonne und die im Ameisenhaufen herrschenden Feuchtigkeitsgrade große Veränderungen erfahren, ist zu bedenken, daß durch die Pflanzeninvasion die für den Wärmehaushalt der Kolonie so wichtige Kuppeldecke zerstört wird, und so die Isolierung und Speicherung der Nestwärme mehr oder weniger nachläßt. Hierdurch werden mit zunehmender Invasion auch die Abwehrmaßnahmen der Nestbewohner (Wärme- und Feuchtigkeitsregulierung) immer erfolgloser. In extremen Fällen kann

Abb. 9. Nest I 3, die eigentümliche Stockniederlassung, vor dem Entfernen der eingedrungenen Pflanzen.

die Belichtung des Nesthügels sogar gleich Null werden. Zwar liegt keine so starke Unterbindung der Durchlüftung wie bei Moosinvasion vor, jedoch genügt auch sie, um an feuchten, sonnenarmen Standorten den Wassergehalt des Nestes über das Optimum zu steigern (vgl. S. 30). Der einzige Vorteil, den die Pflanzen den Ameisen bieten könnten, einen Schutz gegen die Spechte zu bilden, kommt praktisch nicht in Betracht, da die meisten Vertreter der Nestflora zu Beginn der kälteren Jahreszeit absterben. — Die Anpassungsfähigkeit der Ameisen an diese großen klimatischen Veränderungen wird je nach Standort und Neststruktur verschieden sein. Am unempfindlichsten scheinen die Bewohner der Baumstubbenkolonien gegen die Pflanzeninvasion zu sein. Der Stock bildet hier an und für sich schon die Hauptwohnung und vermag die Ameisen vor den nachteiligen Folgen eines Flora-Eindringens ziemlich zu schützen

(vgl. S. 30). Gegen die dick- und hartstengeligen Pflanzen sind auch die Mandibeln der Waldameisen machtlos und so werden die am schlimmsten befallenen Nester von den Ameisen verlassen. Holmgren hat dies in seinem Beobachtungsgebiet gleichfalls des öfteren gefunden. Wir scheinen es hier also mit für die Waldameisen durchaus nachteiligen Faktoren zu tun zu haben. Bemerkenswert dürfte die Anzahl der verschiedenen Pflanzenfamilien sein, deren Vertreter sich an der Nestinvasion beteiligen, alle sind aber relativ gut gegen Verletzungen durch die Mandibeln der Ameisen geschützt. (Behaarung des Stengels und der Blätter bei *G. tetrahit*, Gehalt an Kieselsäure bei den Gramineen.)

V. Ameisen und Tiere.

Da sich die Beziehungen, welche die Waldameisen mit anderen Tieren unterhalten, hauptsächlich auf Insekten beschränken, soll in diesem Kapitel auch nur von solchen berichtet werden.

1. Feindliche Beziehungen.

Es ist wiederholt festgestellt, daß *F. rufa* weitaus die meisten der Insektenwelt angehörenden Tiere, insbesondere aber die in ihren Siedlungsgebieten oft häufigen Forstschädlinge angreift[1]) und mit wenigen Ausnahmen zu töten vermag. Auch einzelne Vertreter anderer Tierklassen verschont sie nicht, wenn diese in ihr Jagdgebiet eindringen. Selbstverständlich beansprucht die Überwältigung je nach der Art des Individuums und der Anzahl der Angreifer verschiedene Zeitdauer. Meine im Sommer und Herbst 1926 und 1927 ausgeführten Versuche machte ich vorwiegend mit selbst gesammelten Insekten, die ich auf die Ameisenstraßen oder den Nesthügel legte. Die Ergebnisse und einige weitere diesbezügliche Beobachtungen seien hier angeführt:

1. Rund 30 Raupen von *Pieris brassicae* L. wurden auf verschiedenen Ameisenhaufen in etwa zehn Minuten getötet. Bemerkenswert ist, daß die Waldameisen immer danach trachteten, durch einen Biß in die zarte Gelenkhaut zwischen der Kopfkapsel und dem ersten Brustsegment ihre Beute zu lähmen und kampfunfähig zu machen.[2]) Keine Raupe entkam.
2. Etwa fünf nackte Eulenraupen von mittlerer Größe auf Ameisenhügel gebracht. Das gleiche Ergebnis wie oben.

---

[1]) Eidmann (1926) konnte nachweisen, daß *F. rufa* Schmetterlingspuppen und Dipterentönnchen nur in verletztem Zustand erbeutet, gesunde Puppen also offenbar nicht als Lebewesen erkennt und einträgt. Dasselbe gilt wohl auch für die Insekteneier (vgl. Schönberg und Schulz).

[2]) Diese Kampfart scheint bei *F. rufa* nicht selten zu sein. B. Mayer berichtet dies auch: „Jede Raupe, sei sie auf dem Baum oder dem Boden, wurde von den Ameisen (*F. rufa*) angegriffen, wobei sich meistens eine Ameise hinter dem Kopf, jedesmal an gleicher Stelle festbiß, um so der Raupe ohne weitere Mühe habhaft zu werden.“ Ich

3. Rund 20 Larven von *Acanthocinus aedilis* auf Nester von *F. rufa* und *F. sanguinea* Ltr. geworfen. Die Ameisen töteten ihre Beute in wenigen Minuten.
4. Maikäfer (*Melolontha*) und Rüsselkäfer (*Hylobius*) konnten von einem Nesthügel der Waldameisen in der Regel nicht mehr entkommen. Jedoch dauerte es oft sehr lange, bis die hartgepanzerten Käfer getötet waren.
5. Schmetterlinge (*Pieridae*, *Nymphalidae* und *Noctuidae*), Regenwürmer, Libellen, *Acridier* und einzelne Spinnen, die ich den Ameisen zum Teil in gelähmtem Zustand (Eindrücken des Thorax) vorwarf, wurden auch abseits vom Nesthügel lebhaft angegriffen und in kurzer Zeit zerlegt, jedoch scheint *F. rufa* für letztere keine besondere Vorliebe zu haben.
6. Asseln und Nacktschnecken wurden nicht angenommen.
7. Größere, hart gepanzerte Käfer (z. B. *Lamia textor*), die im allgemeinen von den Ameisen nicht überwältigt werden können, wurden bei krankhafter Mißbildung (z. B. der Elytren) getötet.
8. Große Carabiden konnten sich aus dem dichtesten Ameisengewimmel, sogar von einem Nesthügel vermöge ihrer Schnelligkeit und Panzerung retten. Ich beobachtete z. B. einen Laufkäfer (*C. violaceus*), der in das Hauptjagdgebiet der Nester I 1 und I 2 geraten war und etwa 60 m in größter Schnelligkeit zurücklegte, oft vier und sechs Ameisen mit sich ziehend, die ihn wütend anfielen, weil er fünf ihrer großen, in den Bestand führenden Straßen kreuzte (vgl. Abb. 10).
9. Auch die stark behaarten Raupen von *Arctia caja* L und *Acronicta aceris* L retteten sich von den größten *Rufa*-Haufen und den breitesten Ameisenstraßen. — Daß die Waldameisen durchaus nicht nur in nächster Nähe ihres Nestes, wo sie in großer Zahl über ihre Beute herfallen können, sondern auch weitab von der Kolonie einzeln andere Insekten angreifen, zeigt folgende Beobachtung, die ich meinem Notizbuch entnehme:

Am 29. VIII. 1927 um 15^{05}: Auf dem Holzabfuhrweg, 68 m vom Ende der 62 m Straße des Nestes I 13 (vgl. Abb. 11) entfernt, eine dort gefundene gesunde Eulenraupe (vermutlich *Mamestra pisi* L.) einer *F. r. pratensis* vorgeworfen; drei Ameisen der gleichen Rasse sind in der Nähe. Die Ameise greift die Raupe an und lähmt sie nach kurzer Gegenwehr durch

sehe hierin eine Analogie zu der Angriffsweise der Grab- Sand- und Knoten-Wespen (*Sphex*, *Ammophila*, *Cereris*), die ihre Opfer teils durch giftige Stiche in die Hauptnervenzentren, teils durch Zusammenpressen der Gehirnganglien lähmen. Fabre konnte zeigen, daß die einzelnen Spezies der oben erwähnten solitären Wespen trotz der verschiedenartigen Konzentration des Bauchmarks ihrer Opfer, diese stets an der gefährlichsten Stelle, dem Hauptnervenknoten treffen. Da das Hirn der Insekten dorsal in der Kopfkapsel liegt, trifft der vom Rücken der Raupe ausgeführte Biß der Waldameisen das Hauptnervenzentrum des Gegners.

den charakteristischen Biß in die weiche Gelenkhaut zwischen dem ersten Brustsegment und der Kopfkapsel. Die Raupe liegt bewegungslos, jedoch nicht tot auf dem Rücken. Die Ameise bewacht ihre Beute, läuft in kleinen Kreisen um sie herum und beißt von Zeit zu Zeit in die Raupe, die sich dann schwach krümmt. Dann verläßt die Ameise die Raupe, vermutlich um Hilfe zu holen.

Um 16^{00}: Ameisen der *Lasius*-Familie schleppen eine tote *F. r. pratensis* in der Nähe der bewegungslos daliegenden Raupe vorüber. Eine *F. r. pratensis* findet die Raupe und bemüht sich, sie fortzuschaffen, was ihr nicht gelingt. Zwei, später vier, andere *F. r. pratensis* ☿☿ sind zum Teil in nächster Nähe, scheinen jedoch ihre Gefährtin mit der Beute nicht zu bemerken.

Um 17^{30}: Das Bild ist unverändert. Eine *F. r. pratensis* ist mit dem Fortbringen der Raupe bemüht. Die Intensität ist groß, jedoch scheint es unmöglich, daß die eine Ameise ihre Beute fortschaffen kann. Arbeiter der gleichen Art sind nicht in der Nähe.

Am 31. VIII. 27: Raupe verschwunden; vermutlich eingetragen.

Zum Schluß dieser Betrachtungen sei noch eine Beobachtung angeführt, die zeigt, daß *F. r. pratensis* auch gut fliegende Insekten erbeutet: Am 29. VIII. 1927, um 15^{40} hörte ich zwischen den Kolonien I 4 und I 5 ein Summen. Eine Fliege war auf einem Grashalm von Waldameisen angegriffen worden, die sich an den Flügeln festgebissen hatten. Nach noch nicht einer Minute war die Fliege getötet.

Meine oben angeführten Versuche und Beobachtungen bestätigen die Ergebnisse, zu denen Eidmann auf Grund seiner Arbeit über „Die forstliche Bedeutung der roten Waldameise" kam, vollständig. Wenn wir auch annehmen müssen, daß noch eine Anzahl Insekten, die den gleichen Schutz, wie die vorhin erwähnten Käfer und Raupen haben, vor den Angriffen von *F. rufa* sicher sind, so beeinträchtigt das keineswegs den großen Nutzen der Waldameise, zumal es sich bei diesen Ausnahmen vorerst um forstlich nützliche oder wenigstens indifferente Insekten handelt

2. Gastverhältnisse.

Neben dem feindlichen Verhalten lassen sich aber auch enge Beziehungen zwischen Waldameisen und anderen Insekten (Einzelindividuen wie Gesellschaften) beobachten, die sich in einem gesetzmäßigen Zusammenleben äußern (Myrmecophilie). Hier müssen wir wieder zwischen Beziehungen, in denen die Ameisen eine aktive oder passive Rolle spielen unterscheiden. Während von den ersteren nur die Trophobiose, das ist das Verhalten zu Aphiden, Lycaeniden-Raupen usw., zu nennen ist, um-

fassen die letzteren die Myrmecophilie im eigentlichen Sinne, die Wechselbeziehungen zu den Ameisengästen.

Daß *F. rufa* neben den in ihrem Jagdgebiet erbeuteten Tieren auch die Exkremente gewisser Aphiden als Nahrung schätzt, ist schon lange bekannt. Über die Ausmaße der symbiontischen Beziehungen zwischen beiden Insektenarten und über die hierfür in Frage kommenden Spezies ist man aber noch nicht genau unterrichtet. Bis jetzt sind nur *Lachnus pineti* Koch auf Kiefer und *Lachnus grossus* Kltb. auf Fichte beobachtet worden, die von *F. rufa* besucht wurden (Eidmann 1926). Das „Melken" der Läuse und deren Verteidigung gegen Parasiten und Raubinsekten bringt der befallenen Pflanze zweifellos einen wenn auch nur geringen Nachteil. Jedoch selbst umfangreichen Beziehungen ist, soweit sie nicht in Schädlingsgebieten unterhalten werden, eine große forstliche Bedeutung kaum beizumessen, sie sind aber biologisch von hohem Interesse, wie die Ergebnisse der Arbeit „Ameisen und Blattläuse" von Eidmann (1927) zeigen.

Meine Wahrnehmungen machte ich größtenteils auf einer siebenjährigen Fichtenkultur (vgl. Abb. 15), die mit einzelnen älteren Tannen durchstanden ist. Hier lagen im Frühjahr 1926 nur die beiden Stubbennester I 10 und I 11. Die Bewohner des letzterem hatten in zwei alten, etwa zehn Meter vom Nest entfernten Fichtenstöcken kleine Ableger angelegt. Der eine lag unter einer etwa 30jährigen Weißtanne. Im Juni 1926 schüttete ich auf den betreffenden Stock und die Verbindungsstraße einem alten Haufen entnommenes Nestmaterial und erzielte so noch in demselben Sommer eine blühende Kolonie, das heutige Nest I 12. Kaum war hierhin ein Teil der Ameisen von dem Ameisenhügel I 11 übergesiedelt, so besuchten sie in Menge die erwähnte Weißtanne, an deren tiefsten Ästen ich eine Pflanzenlauskolonie von *Lachnus pichtae* Mordw. bemerkte. Die Ameisen schützten ihre „Milchkühe" gegen einen in der Nähe befindlichen Coccinelliden durch wütende Angriffe, die sie auf den kleinen Käfer machten. — Im Sommer 1927 konnte ich an allen „Kulturnestern" sehr lange Straßen beobachten, die sämtlich an Fichten und Tannen endigten, in deren Kronen beim Besteigen Pflanzenläuse zu finden waren. — An den „Weißtannennestern" der Siedlung III fiel mir einige Zeit später eine außergewöhnlich stark begangene, ungefähr zehn Meter hohe Buche auf. Da die Buchen sonst überhaupt nicht besucht wurden, und der Baum durch eine eigene, nur fünf Meter lange Straße mit dem Nest in Verbindung stand (vgl. Abb. 12), hielt ich eine Untersuchung der von Ameisen wimmelnden Baumkrone für zweckmäßig. Es ließen sich viele Kolonien von *Pterochlorus exsiccator* Alt. feststellen. — Soweit ich beobachten konnte, wurden Chermesiden-Kolonien, auch wenn sie in unmittelbarer Nähe der Ameisennester und -straßen lagen, nicht besucht.

Diese Berichte zeigen, daß *F. rufa* mit Aphiden lebhafte Beziehungen unterhält. Dagegen wurde nicht beobachtet, daß die Pflanzenläuse gezüchtet und ins Nest gebracht wurden. Es ist auch die Aphidenfauna auf

dem Boden in der Nähe der Nester eine wesentlich andere, als in den Baumkronen.

Ohne die große prophylaktische Bedeutung der roten Waldameise zu verkennen, glaube ich doch aus meinen Beobachtungen schließen zu dürfen, daß bei normaler Biocönose das stets wahrgenommene Erblühen der Bäume zum großen Teil auf in der Krone befindliche Aphidenkolonien zurückzuführen ist (zumal die meisten Ameisen ohne Beute herabkommen, vgl. S. 41), und daß der Umfang dieser Beziehungen häufig unterschätzt wird. Abgesehen von dem unwesentlichen Schaden, den die Pflanzenläuse verursachen, ist zu berücksichtigen, daß die ihre „Milchkühe" besuchenden Ameisen für die Bejagung des Tätigkeitsgebietes ziemlich fortfallen.[1])

Die Bestimmung der Pflanzenläuse, die nach meinen Beobachtungen von *F. r. pratensis* besucht wurden, verdanke ich dem freundlichen Entgegenkommen des bekannten Aphidenkenners Oberregierungsrat Dr. C. Börner von der Biologischen Reichsanstalt. Es handelt sich um folgende Arten:

Nest	Pflanze	Pflanzenlaus
I 4	Distel *Carduus crispus*	*Aphis cardui* L. (sensu Franssen 1927).
I 10	Fuhrs Greiskraut *Senecio Fuchsii*	*Aphis cardui* L. (sensu Franssen 1927)
I 11	Eberesche *Sorbus aucuparia*	*Aphis Dentatus sorbi* Kalt. und *Aphis pomi* de Geer.
I 12	Eberesche *Sorbus aucuparia*	*Aphis Dentatus sorbi* Kalt.
I 11	Weißtanne *Abies pectinata*	*Lachnus picicolus* Mordw.
Doppelnadelgemisch I	Fichte *Picea excelsa*	*Lachnus piceicolus* Chol. Sexualgeneration.
Waldrandgemisch der Siedlung III	Buche *Fagus silvatica*	*Pterocallis exsudator* Ab

Von den Ameisengästen habe ich nur *Cetonia floricola* Host beobachtet, der seine Entwicklung oft in großer Anzahl in den Nestern der roten Waldameise durchmacht. Am 28. VIII. 1927 bemerkte ich um die Mittagsstunde zum ersten Mal eine Cetonide auf Nest V 2. Wenige Minuten später fand ich drei weitere Käfer auf dem Nestkegel, die ich vorher trotz sofortiger Beobachtung nicht gesehen hatte. Das Wetter war nach längerer Regenperiode plötzlich schön geworden, und die Sonne schien auch an den folgenden Tagen anhaltend warm durch den Bestand. Dies begünstigte meine

[1]) Nach Brade (1911) ist der Ast in Nonnenfraß-Revieren vernichtet worden. Wenn seine Mitteilung bei den Versuchen der Waldameisen im Forstwesen auf den Beweis von Ameisenschutzgebieten verallgemeinert ist, wurde die Tripsbrüne zweifellos an forstlicher Bedeutung gewinnen. Es fehlen jedoch hierfür noch genügend übereinstimmende Beobachtungen.

Beobachtungen. Ich fand noch eine Reihe Rosenkäfer auf den verschiedenen Nestern der Siedlung V. Bemerkenswert dürfte vielleicht sein, daß ich zwei Cetoniden sieben bezw. acht Stunden auf Nest V 8 bezw. V 2 beobachtet habe. Sie liefen, dauernd den wütenden Angriffen der kleinen Bewohner ausgesetzt, im Bereich des Nesthaufens auf und ab. Als ich die Käfer einfing, ergriffen sie zuerst die bekannte Scheintodstellung; als ich sie dann aber dem Äther näherte, wurden sie unruhig und schieden sämtlich eine kalkähnliche, weißlichgelbe Flüssigkeit aus. Es handelte sich aller Voraussicht nach um frischgeschlüpfte Imagines. In dieser Annahme glaube ich aus folgenden Gründen berechtigt zu sein: Das plötzliche Erscheinen der Käfer in ziemlicher Höhe des steilen Nesthügels (s. Abb. 1) am ersten auffallend warmen Tage erinnert stark an das Ausschlüpfen der Maikäfer, die erst im Boden die geeignete Temperatur abwarten, um dann zu gleicher Zeit gemeinsam die Erde zu verlassen. Auf Grund der Arbeit von E. Werner (1926) ist anzunehmen, daß die Metamorphose von *Cetonia aurata* unter den klimatisch ungünstigen Verhältnissen des Sommers 1926 mehrere Verschiebungen erlitten hat, so daß die Käfer erst Ende August schlüpften. Zudem sind solche temporäre Abweichungen durchaus keine Seltenheit. Die Ausscheidung der kalkähnlichen Flüssigkeit, der im Puppenstadium angesammelten Harnstoffe, beobachteten auch Fabre (1898) und Werner (1926). Letzterer schreibt hierüber folgendes: „Der Käfer scheidet, besonders wenn er frisch aus dem Kokon entschlüpft ist, eine milchiggraue, übelriechende Flüssigkeit als Sekret der Vasa Malpighi aus dem After ab. Dieses Sekret dient ihm anscheinend als Schutz." Da diese Flüssigkeit nur bei Beunruhigung oder in Todesgefahr ausgestoßen wurde und nach Fabre (1898) auch ein brennendes Gefühl auf der Haut hervorruft, sehe auch ich hierin ein Schutz- oder wenigstens Schreckmittel. Das nahezu acht Stunden lange Verweilen der Cetoniden auf dem Nesthügel läßt vermuten, daß die Käfer die Nacht und die damit in der Regel verbundene geringere Ameisentätigkeit abwarten, um die Stätte ihrer Entwicklung zu verlassen. Die durch mich von Ameisen befreiten Käfer suchten möglichst schnell davonzufliegen, was einigen auch gelang. Hierbei beobachtete ich auch die von Werner (1926) erwähnte Eigentümlichkeit, ein Fliegen mit geschlossenen Flügeldecken, wobei die hautnen Flügel seitwärts unter den Elytren hervorgezogen werden. Auch Blümann (1923) erwähnt die übereinstimmenden Flügeldecken, sowie die Immunität des Käfers gegen Ameisensäure.

VI. Ameisenstraßen.

Die Ameisenstraßen, die ich bei den Beziehungen von *F. rufa* zu Pflanzenläusen bereits erwähnt habe, jene schmalen von Arbeiterinnen wimmelnden Pfade, die vom Nest ausgehend über den Waldboden dahinlaufen, haben wegen der erleichterten Nahrungs- und Baumaterialbeschaffung

die größte Bedeutung für das Gedeihen der Kolonie. Daher sind die Straßensysteme und ihre Anlage auch für die Bestimmung des Nutzens von *F. rufa* ausschlaggebend.

1. Wegenetz einer Kolonie.

Es ist anzunehmen, daß die Ameisenstraßen nicht durch allmähliches Austreten eines immerzu verfolgten Weges entstehen, sondern ihren Ursprung einer regelrechten Anlage, einem Straßenbau verdanken und bei irgendwelchen Beschädigungen sogleich wieder instand gesetzt werden. Dies zeigt sich schon in der peinlichen Säuberung der Verkehrswege von allen Hindernissen: Keine Nadel und kein den Weg versperrendes Hölzchen hemmt die Eile der aus- und einwandernden Raubinsekten. Selbstverständlich sind die mehr oder weniger ungünstigen Bodenverhältnisse mitbestimmend für die Größe des Wegenetzes. Den schwierigsten Straßenbau finden wir auf Kulturen und stark bewachsenen Waldböden. Erst nach Entfernung des hohen Grases konnte ich in den bewachsenen Boden gegrabene, wenige Zentimeter breite und tiefe Gänge feststellen, die geebnet und geglättet waren, und in denen sich die Ameisen mit erstaunlicher Schnelligkeit fortbewegten. Auch an feuchten Waldstellen ließ sich dies beobachten. So war z. B. der ganze Moosteppich in der Nähe von Nest V 5 von vielen Wegen durchbrochen, so daß die stehengebliebenen eingetrockneten Moosteilchen wie Inseln in einem Gewirr von schmalen Gängen aussahen. Diese Wege müssen natürlich dauernd durch Abbeißen der nachwachsenden Pflanzenteile ausgebessert werden, eine Mehrarbeit, welche den Ameisen, die auf der glatten Nadeldecke des Fichtenwaldes ihre Straßen anlegen, erspart bleibt. Dennoch haben neben der dichten Bodenvegetation auch eine ganze Reihe anderer Verhältnisse entscheidenden Einfluß auf die Größe des Wegenetzes, wie die Anzahl der Koloniebewohner, der biologische Zustand des Volkes und das Klima, die aus beiden letztgenannten Verhältnissen hervorgehende Intensität der Arbeiterinnen und endlich die Menge und Entfernung der Nahrung[1]), bezw. des Baumaterials. Auch zeigen die Straßen des einzelnen Nestes eine andere Anlage, je nachdem in der Nähe eine verbündete, feindliche oder indifferente Kolonie derselben oder einer anderen Rasse liegt. Verfolgen wir jetzt die einzelnen sternförmig vom Nest ausgehenden Straßen, so sehen wir, daß die Ameisen alle sich bietenden Erleichterungen bei der Anlage des Wegenetzes auszunützen suchen. Mit Vorliebe legen sie ihren Hauptverkehr auf Holzabfuhrwege und liegende Baumstämme (vgl. Abb. 11), aber auch dünne Gräser und schwankende Halme sind ihnen willkommen, wenn es gilt,

[1]) Welche gewaltige Änderung im Straßennetz abnorme Nahrungsverhältnisse verursachen, zeigt ein aus der Försterei Obersgegen (Bez. Trier) mir zugegangener Bericht. Bei der vorjährigen Kiefernspannerkalamität beobachtete man dort ein auffallend starkes Herüberwandern der Waldameisen aus den im Fichten-Nachbarbestand liegenden Kolonien in das Fraßgebiet.

ein Hindernis zu überbrücken. Der künstliche Ableger I 1a wanderte sogar über ein fast 50 cm breites Waldbächlein, wobei die Ameisen überhängende Gräser und Hölzchen als Brücke benutzten. Auch die rund 500 m lange Ameisenstraße am Feldrand der Siedlung III (vgl. Abb. 14) führte auf die oben beschriebene Weise über einen etwa einen halben Meter breiten Wassergraben. Die Straßen enden meist frei auf dem Waldboden oder an einem Baum, an dessen Stamm die kleinen Insekten emporsteigen, um in der Krone nach Nahrung zu suchen. Daß die Ameisen, wenn sie in größerer Zahl auf der Rinde anzutreffen sind, immer bis in die Krone klettern und dort bis an die Endtriebe vordringen, konnte ich durch Besteigen einzelner Bäume mehrfach feststellen. Die von oben herunterkommenden Arbeiterinnen fand ich aber nur selten mit Beute beladen, eine Erscheinung, die auf einen sehr regen Besuch von Aphidenkolonien schließen läßt. Die verschiedentliche Untersuchung der Baumkronenfauna bestätigte meine Annahme (vgl. S. 37 f.). Dem entgegen lassen mich ein unter stark begangenen Bäumen wahrzunehmendes Herabrieseln und die Beobachtung, daß die am Stamm laufenden Waldameisen sehr leicht herunterfallen, die bestimmte Vermutung äußern, daß *F. rufa* bei dem Fortschaffen der Beute oft herunterfällt, und so auch das getötete Insekt gar nicht am Baumstamm herabgebracht wird. Die verhältnismäßig vielen am Boden kriechenden mit Beute beladenen Ameisen und das häufige Herabfallen von *F. rufa* auf meine Kleidung bestärkten mich in dieser Ansicht. Da, wie schon häufiger erwähnt, der Insektenbestand im Beobachtungsgebiet nicht sehr reichhaltig ist, und eine völlig gesunde Biocönose herrschte, dürfen wir annehmen, daß die Waldameisen unter normalen oder sogar ungünstigen Nahrungsbedingungen sehr stark Aphidenkolonien besuchen; sie legen dann oft lange, zu den Pflanzenlaus-Bäumen führende Straßen an, da die süßen Exkremente ihrer „Milchkühe" einen wesentlichen und bevorzugten Ernährungsfaktor für die Ameisen bedeuten[1]) (vgl. die Kulturnester I 11 u. I 12 S. 37). Liegen dagegen nur wenige Aphidenkolonien im Jagdgebiet eines *Rufa*-Nestes und sind die Nahrungsbedingungen durch das Vorhandensein eines reichen Insektenbestandes oder durch die plötzliche Massenvermehrung eines Forstschädlings gut, so findet sich unter der riesigen Anzahl der von den Waldameisen eingetragenen Insekten meist ein hoher Prozentsatz von ausschließlich der Baumkronenfauna angehörenden Arten. „Die rote Waldameise ist daher, wo sie häufig vorkommt, das wichtigste Raubinsekt unserer Wälder und spielt besonders in der Verhütung von Kalamitäten eine ganz hervorragende Rolle" (Eidmann 1926).

Entsprechend ihrem Zweck sind die Verkehrsanlagen der Waldameisen oft großen Veränderungen unterworfen. Meine an einzelnen Kolonien

[1]) Vgl. V. Abschnitt und die Mitteilungen von Escherich (1924), Schönberg, Schulz und Gruhl (1925).

vorgenommenen Straßenmessungen, die ich in einzelnen Abbildungen wiedergebe, halten also nur den zur Zeit der Beobachtung herrschenden Zustand des Wegenetzes fest. Sie geschahen in folgender Weise:

Nachdem ich die einzelnen Straßen festgestellt hatte, begann ich mit Zollstock und Leine die Messung, die ich natürlich nur soweit ausführte, als der Begriff Straße, d. h. eine richtige, von vielen Ameisen begangene Wegeanlage, zu rechtfertigen war. Kleinere Seitenabzweigungen von untergeordneter Bedeutung, die lediglich zu einzelnen Bäumen führten, vermied ich wiederzugeben, um nicht die Klarheit der Zeichnung zu beeinträchtigen. Abb. 10 zeigt uns einen starken Verkehr in den Bestand

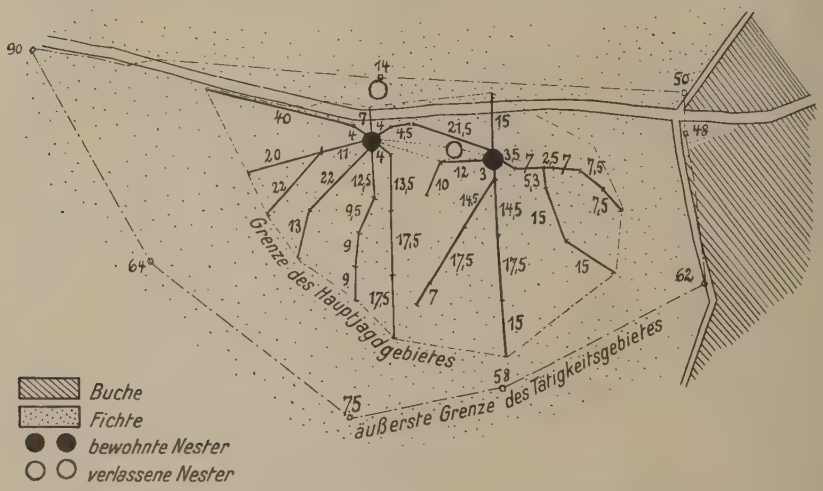


Abb. 10. Wegenetz und Jagdgebiet der Nester I 1 und I 2. (Maßstab 1 : 1750.)
Fläche des Hauptjagdgebietes 0.5 ha; Fläche des ganzen Tätigkeitsgebietes 1 ha.

hinein, während nach der anderen Seite über den Weg hinüber die Straßenlänge minimal ist. Die Ursache hierfür dürfte in der Nachbarschaft eines feindlichen Nestes (I 3) zu suchen sein.[1]) Obwohl zwischen den Nestern I 1 und I 2 ein freundschaftliches Verhältnis besteht, das sich schon aus der ehemaligen Lage des Nestes I 2 erklärt, konnte ich eine Verschmelzung der Straßensysteme, wie sie z. B. Abb. 12 zeigt, nicht feststellen. Daß auch hier die Bewohner der einen Kolonie in das Verkehrsgebiet der anderen kommen, ist ganz klar. Trotzdem besteht kein unmittelbarer Zusammenhang mehr.

Betrachten wir nun Abb. 11, das Verkehrsgebiet von Nest I 13. Sie zeigt uns für die nicht abnorm große Kolonie ein überaus umfassendes Wegenetz, das eine Gesamtlänge von rund 420 m hat. Diese bedeutende

[1]) Dies zeigte der Versuch: Ich brachte Ameisen aus Nest I 3 auf eine Straße von Nest I 1. Sämtliche Fremdlinge wurden getötet.

Straßenanlage führe ich neben der stets beobachteten Lebhaftigkeit der Bewohner[1]) auf die günstigen Bodenverhältnisse zurück. Wie aus der Abbildung zu ersehen ist, wurden nicht nur die gesäubert-glatten Ränder und Böschungen des Holzabfuhrweges, sondern zurzeit auch ein im vergangenen Jahr gefällter Baum als Straße benutzt. Auch hier entfalteten die Ameisen ihre Haupttätigkeit in den Bestand hinein. Von den beiden längsten Straßen wurde noch der schmale Böschungsrand bis zur Wiese abgesucht; hier hörte aber jede nennenswerte Tätigkeit auf. — Daß der Hauptzweck der Ameisenstraßen in der Beschaffung von Nahrung und Baumaterial liegt, zeigt am schönsten Abb. 12. Mit Ausnahme einer nur 5 m langen, zu einer Pflanzenlaus-Buche gehenden Straße (vgl. S. 37), führten die Wege meist in kleine Fichtenstangenhölzer, oder zogen sich in riesiger

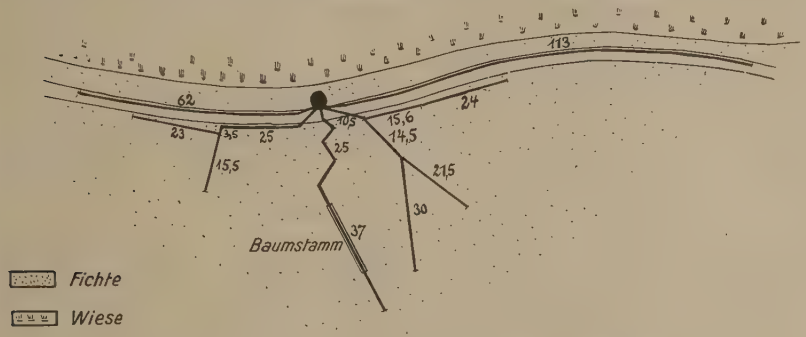


Abb. 11. Straßenanlage von Nest I 13. (Maßstab 1 : 1750.) Fläche des Hauptjagdgebietes 0,6 ha.

Ausdehnung an Weißtannenreihen entlang, die an alten Gräben durch den jungen Buchenbestand gepflanzt waren, während die Buchendickungen gar nicht begangen wurden. Wir dürfen daher wohl annehmen, daß sich *F. rufa* in der Nähe von Nadelholz lieber ansiedelt als im reinen Laubwald

2. Jagdgebiet einer Kolonie.

Es seien nun noch einige Worte über das Jagdgebiet einer Ameisenkolonie gesagt. Seine Größe wird in groben Zügen durch die Ausdehnung des Wegenetzes veranschaulicht. Einige diesbezügliche Untersuchungen habe ich an den Nestern I 1 und I 2 gemacht (s. Abb. 10). Bei völliger Außerachtlassung der Straßen stellte ich diejenigen Bäume fest, an denen

[1]) Auch nach dem Einbruch der Dunkelheit (vgl. Temperaturtabelle 4. u. 6. Beobachtung) stellte ich an der 10,5 m-Straße eine mindestens dem Tag gleichkommende Tätigkeit fest; bemerkenswert dürfte das Ausrücken in das Jagdgebiet bei Nacht sein. Die Bewegungen der Einzelindividuen waren zwar etwas schwerfälliger als sonst, ihre Anzahl jedoch schätzungsweise dieselbe. Dagegen zeigten die übrigen Straßen geringeren Verkehr. Auf Grund zahlreicher nächtlicher Beobachtungen kam ich zu der Ansicht, daß die Tätigkeit von *F. rufa* bei Nacht durchaus nicht immer reduziert ist.

die letzten Waldameisen emporkletterten, markierte die Stämme mit weißen Zetteln und bestimmte die jeweilige Entfernung von Nest. Natürlich waren hier nur ganz vereinzelt die kleinen Raubinsekten an der Rinde wahrzunehmen, während auf dem Boden immer eine etwas größere Anzahl zerstreut umherlief. Jedoch konnten diese im allgemeinen nur einige Meter über die letztbegangene Baumgrenze vordringen, da in dieser Entfernung vom Nest eine regelrechte Straßenanlage fehlte, und der stark bewachsene Waldboden an den meisten Stellen kein schnelles Vorwärtskommen zuließ. Praktisch dürfte daher eine Unterscheidung zwischen dem Ende des Tätigkeitsgebietes nach Baum- und Bodengrenzen überflüssig sein, denn letztlich ist, wie Versuche zeigten, hier die Sammeltätigkeit bereits so unbedeutend,[1]) daß diese äußerste Zone der abgesuchten Fläche von den anderen Insekten höchstens noch instinktmäßig gemieden wird. Auch dürfte dieser letzte Gebietsgürtel den größten Veränderungen, was die Sammeltätigkeit angeht, unterworfen sein, da sich hier bereits kleine Beschädigungen der Kolonie, seien sie nun äußere Verletzungen des Nestes und der Straßen, oder biologisch-pathologischer Natur, sehr stark auswirken. Auch hier ist wieder das Klima von außerordentlicher Bedeutung, da es den größten Einfluß auf die Intensität des Einzelinsekts und somit auch auf die Größe des bejagten Gebietes hat.

Nähern wir uns dem Nest, so können wir einen immer stärker zunehmenden Verkehr wahrnehmen; aber auch hier lassen sich nach längerem Beobachten Unterschiede feststellen: Die regste Tätigkeit findet man immer in nächster Nähe einer Ameisenstraße, je weiter wir uns von solchen Verkehrswegen entfernen, und sei es auch inmitten des lebhaftesten Sammelgebietes, um so schwächer wird die Tätigkeit, um so weniger Ameisen finden wir auf Boden und Bäumen; besonders gilt dies von Stellen, die durch starke Bodenvegetation (*Oxalis acetosella* und Gramineen) für die kleinen Raubinsekten schwer zugänglich sind. Auch ist möglich, daß gewisse Bäume von den Ameisen aus irgendwelchen Gründen gemieden werden. So fand ich z. B. nie *F. rufa* auf zopftrockenen Fichten. Jedenfalls ist festzuhalten, daß die Sammeltätigkeit in dem Jagdgebiet einer Kolonie keineswegs mit der Entfernung des Nestes gleichmäßig abnimmt, sondern daß die Straßenlänge, -anzahl und -stärke hauptbestimmend für die Verteilung der Arbeiter über die ganze Fläche ist. Wir können analog dem Tätigkeitsgebiet der *Messor*-Arten beispielsweise 40 m vom Nest entfernt ein intensiveres Absuchen des Bodens und der Bäume durch die Ameisen beobachten als an einer höchstens 15 m weit

[1]) Vgl. die auf S. 35 f. berichtete Beobachtung im Jagdgebiet von Nest I 13. Das Vorhandensein einer nackten Eulenraupe zeigt, daß der Einfluß von *F. rufa* an einer nahezu 70 m vom Ende der Straße entfernten Stelle im allgemeinen gering ist. Die selten große Entfernung von der Grenze des Hauptjagdgebietes erklärt sich hier aus der Benutzung der im Holzabfuhrweg eingefahrenen Wagenspuren, die den Ameisen ein schnelles, hemmungsloses Vorwärtskommen ermöglichten.

von der Kolonie liegenden Stelle. Hier spielen neben den jeweiligen Standorten der Hauptnahrungsquellen [1]) und neben der Wegeanlage namentlich die Verkehrshindernisse eine große Rolle. Diese Tatsache erklärt sehr schön das Verhalten der Waldameise bei Insektenkalamitäten. Schon bei der drohenden Gradation paßt sie sich den gewaltigen Verschiebungen in der Nahrungsfrage im Straßenbau an. Ihrem Instinkt folgend, zuerst die nähere Umgebung des Nestes von Ungeziefer zu säubern, reduziert sie ihr Jagdgebiet ganz außerordentlich (Eidmann 1927), betreibt aber das Absuchen bedeutend intensiver als früher, so daß die oben erwähnten, schwer zugänglichen Stellen auch von Ameisen besucht werden. Die äußerste Tätigkeitszone der Ameisenkolonie kennzeichnet sich dann zumeist

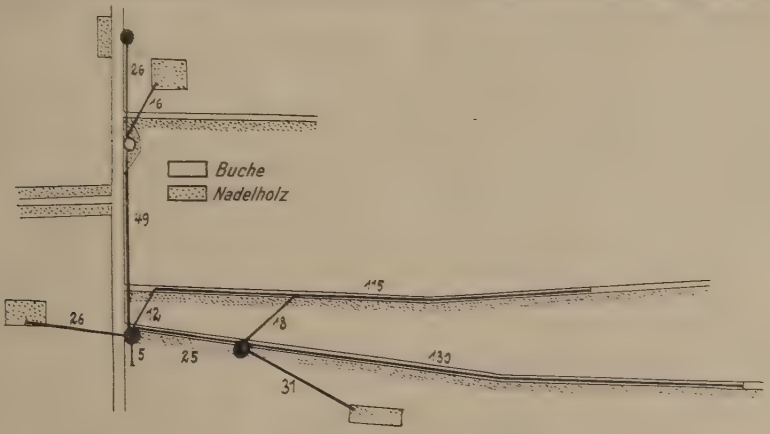


Abb. 12. Straßenanlage der Weißtannennester in der Siedlung III. (Maßstab 1 : 1750.)

durch mehr oder weniger starken Lichtfraß, während das Hauptjagdgebiet von der Kalamität völlig verschont bleibt. Daß diese bereits oft beschriebenen Ameisenhorste auch teilweise wider Erwarten nicht anzutreffen sind, indem eine oder mehrere Waldameisenkolonien völlig die auf sie gesetzten Hoffnungen enttäuschen, ist meines Erachtens durchaus nicht als Widerlegung obiger Erscheinung zu rechtfertigen. Ich selbst habe in der Oberförsterei Daun — also in einem Gebiet, das keinesfalls den Charakter eines Schädlingsreviers trägt — in ganz normalen Zeiten und bei völlig gesunder Biozönose Ameisenhügel mit erstaunlich geringem Tätigkeitsgebiet gesehen, die auf Grund ihrer Anlage und Nestgröße einen ganz anderen Aktionsradius erwarten ließen. Dies hängt sicherlich in der Hauptsache mit biologisch-pathologischen Veränderungen des Staatenlebens zusammen (Ameisengäste: *Lomechusa strumosa*!), die sich bekanntlich stets sehr ungünstig auf die Intensität der Bewohner auswirken. Ich hatte in

[1]) Vgl. Abb. 12 und Schönberg (1924). Hauptnahrungsquellen waren Aphidenkolonien.

beiden Förstereien eine ganze Reihe von Kolonien, an denen ich schon $1^1/_2$ Jahre lang unter den verschiedensten klimatischen Verhältnissen einen überaus schwachen Impuls der Einzelindividuen beobachtet habe, während andere Nester geradezu das Gegenteil zeigten. Meine obigen Ausführungen stützen sich nur auf Wahrnehmungen an normalen Kolonien. Sie haben gezeigt, daß letzten Endes die Anlage des Straßennetzes und die Lebhaftigkeit der Nestbewohner für die Größe und Intensität des Jagdgebietes ausschlaggebend sind. Wir können fast sagen, daß praktisch gesprochen der direkte fühlbare Einfluß von *F. rufa* auf die Biozönose des Waldes mit dem Ende der Straßen aufhört (vgl. Abb. 10). Von hier bis zu den äußersten Grenzen des Gebietes, wohin nur wenig Ameisen vordringen, ist ihre forstliche Bedeutung indirekt, d. h. sie liegt mehr in einem instinktmäßigen Meiden des Waldbestandes durch die Schädlinge, als in der Raubtätigkeit von *F. rufa*. Daraus geht hervor, daß gerade die langen Verkehrsstraßen, wenn ich so sagen darf, die Hauptnerven in dem ganzen Organismus verkörpern.

3. Nebenbauten an Straßen.

Hier drängt sich uns die Frage auf, wie es wohl den Ameisen möglich ist, bei der verhältnismäßig riesigen Entfernung von ihrer Wohnung, ihre ausgedehnten Straßenanlagen zu bewachen und Zerstörungen sogleich zu erkennen und auszubessern. Bei meinen Straßenmessungen fand ich eine Erklärung hierfür. Schon früher hatte ich an den längsten Verkehrswegen bisweilen kleine Minierarbeiten von *F. rufa* beobachtet, die sie mit Vorliebe an den flachstreichenden Wurzeln stark begangener Fichten oder in alten Baumstrünken ausführte. Auf diese kleinen Anlagen, die nicht selten durch Fichtennadelhäufchen kenntlich waren, richtete ich mein Hauptaugenmerk. Hier sah ich, wie die vorüberwimmelnden Waldameisen in den kleinen Öffnungen verschwanden und wieder erschienen. Nachdem ich dies an den verschiedensten Straßen in beiden Förstereien des öfteren beobachtet und immer gesehen hatte, daß die Ameisen lebhaft mit dem Ausbau und Verbessern der kleinen Anlagen beschäftigt waren, schien es mir sicher, daß es sich hier nur um regelrechte Straßenstützpunkte, um „Kastelle" handeln konnte, die einerseits für die Verteidigung eines langen Verkehrsweges von größter Bedeutung waren, andererseits aber auch bei plötzlichen Klimaschwankungen trefflichen Schutz boten. Meine erste Annahme, daß in den Kastellen Nahrung aufgespeichert würde, bestätigte sich beim Öffnen zweier in Baumstubben errichteter Stützpunkte nicht. Das Holz war lediglich der Faser nach in Längskammern ausgehöhlt und bot genau dieselbe Raumanordnung, wie der von meinem künstlichen *Pratensis*-Ableger I 7a verlassene Stubben, den ich zum Vergleich geöffnet hatte. Auch Eier, Larven oder Puppen konnte ich nie entdecken. Dennoch können diese Nebenbauten, die sich oft in größerer Anzahl über das ganze Wegenetz zerstreut vorfinden, nur

Stütz- und Knotenpunkte der einzelnen Straßen sein. Neben den Verkehrswegen, die lediglich der Beschaffung von Nahrung und Baumaterial dienen, gibt es auch Straßen, auf denen die umziehenden Kolonien wandern. Diese Wege sind aber meist nur von kurzer Dauer und verschwinden, wenn sie ihre Aufgabe erfüllt haben. Wir werden später noch von ihnen hören.

VII. Ameisensiedlungen.

Im Gegensatz zu den im Beobachtungsgebiet gleichfalls häufigen *Lasius*-Arten und zu *Formica fusca* L., deren Nester überall zu finden waren, tritt die rote Waldameise fast stets in großen Kolonieverbänden auf, die einen relativ kleinen Komplex mehr oder weniger dicht bevölkern. Andererseits fehlt sie auf weite Strecken oft vollständig.

1. Ursache der Siedlungsbildung.

Der Grund für diese Siedlungsbildung ist in der für *F. rufa* typischen Vermehrungsweise zu suchen (vgl. Eidmann 1926). Bekanntlich hat das *Rufa* ♀ die Fähigkeit einer selbständigen, unabhängigen Koloniegründung eingebüßt und ist bei der Aufzucht der Brut auf die Unterstützung durch die Arbeiter angewiesen, was wiederholt festgestellt wurde.[1]) Die rote Waldameise gründet ihre Kolonien auf zwei Weisen.

1. Auf dem Wege des temporären Sozialparasitismus unter Mitwirkung von *F. fusca* als Hilfsameise.

2. Durch Spaltung einer volkreichen Kolonie in einen oder mehrere Ableger (Zweigkoloniebildung).

Die erstere, selten beobachtete Gründungsart fand ich in Nest II 3, das neben *F. rufa pratensis* auch wenige *F. fusca* ☿☿ enthielt. Diese „Adoptionskolonie" zeigte im allgemeinen den gleichen Nestbau, wie die anderen Hügel von *F. rufa pratensis*. Auffallend war nur die fast halbkugelförmige Nestkuppel. Demnach handelte es sich hier höchstwahrscheinlich um das letzte Stadium der Adoptionskolonie *Rufa pratensis-Fusca*, die im Begriff stand, durch Aussterben der *Fusca* ☿☿ eine reine *F. rufa pratensis*-Kolonie zu werden (vgl. Wasmann 1909).

Den zweiten Fall beobachtete ich so häufig, daß wir ihn als typischen Gründungsmodus und Hauptursache der Siedlungsbildung bezeichnen dürfen. Bei der Kolonieanlage der Waldameisen ohne die Erscheinung des Sozialparasitismus haben wir wiederum scharf zu unterscheiden zwischen Neugründung durch Abspaltung eines überschüssigen Volksteiles vom lebensfähigen Mutternest und zwischen Umzug, der immer durch eine Aufgabe des alten Nestes gekennzeichnet ist. Letztere vollzieht sich oft so langsam, daß man bei kurzer Beobachtung kaum sagen kann, ob hier Zweigniederlassung oder Umzug vorliegen. Trotzdem ist

[1]) Vgl. Escherich, Wasmann, Wheeler, Eidmann u. a.

die Ursache beider Erscheinungen grundverschieden: Bei der Ablegerbildung handelt es sich um Vermehrung der Art, bei den Umzügen um einen meist durch pathologische oder äußere (zerstörende) Einwirkungen bedingten Wechsel des Standorts, der für das Ameisenvolk immer einen, wenn vielleicht auch nur vorübergehenden Nachteil mit sich bringt.[1])

2. Die Siedlung.

Von letzteren Erscheinungen werden wir im nächsten Abschnitt hören; hier beschäftigt uns nur die Vermehrung der Waldameise durch Zweigniederlassungen, die meist nicht in allzu weiter Entfernung vom Mutternest angelegt werden. Diese kleinen Ableger sind zuerst immer auf Unterstützung von seiten der Gründungskolonie angewiesen, bis sie selbst so erstarkt sind, daß sie sich ein eigenes Straßensystem anlegen können. Daher hängen sie mit dem Mutterstaat durch Verbindungswege zusammen. So haben wir in den Siedlungen immer Kolonieverbände zu sehen, die ein einziges, großes Volk bilden. Daß auch hier die Standortwahl eine bedeutende Rolle spielt, zeigten die häufigen Koloniegründungsversuche, wo die Ableger nach einiger Zeit wieder verlassen wurden. Gerade die Unmöglichkeit einer guten Straßenanlage dürfte hierfür die Ursache gewesen sein. Diese Überlegung ließ mich noch einmal auf die eigenartige Kastellbildung zurückkommen. Nach längeren Beobachtungen war es mir möglich, die Entstehung von Zweigniederlassungen aus einigen Kastellen nachzuweisen. Aus dem vorigen Abschnitt geht hervor, daß die Kastelle nur Straßenstützpunkte sein können, die, obwohl durch den Ablegerinstinkt von *Rufa* ☿☿ angelegt, wegen ihrer großen Zahl nicht alle zu neuen Kolonien ausgebaut werden können. Sie bieten nämlich für die Ameisen den Vorteil eines ziemlich großen, bereits fertiggestellten Straßensystems (Knotenpunkte!). Ich verweise hier auf die Entwicklung der Nester I 1 und I 2 (vgl. Abb. 10). Das ringförmig markierte Nest I 2, das in unmittelbarer Nähe von Nest I 1 lag, wurde, wie bereits erwähnt, im Herbst 1926 verlassen. Seine Haupttätigkeit entfaltete es im Frühjahr 1926 in den Bestand hinein und am Holzabfuhrweg entlang, wo an der jetzigen 40 m Straße mehrere Kastelle lagen, von denen sich das zunächstliegende

[1]) Einen dauernden Standortwechsel mit jedesmaliger Zersplitterung in kleine Ablegerkolonien, die wegen ihrer Volksschwäche nie zur vollen Entwicklung kamen, beobachtete ich in Siedlung IV (Distr. 54). Es müssen hier meines Erachtens starke pathologische Störungen vorgefallen sein (was sich später auch nachweisen ließ: Zwei ursprünglich vorhandene Riesennester wurden von Bauernkindern regelmäßig zerstört); denn der Standort allein konnte diese Erscheinung nicht rechtfertigen. Das Bestreben, die schwache und kränkelnde Art durch übermäßige Vermehrung lebensfähig zu erhalten, findet sich überall in der Natur. Daher lassen sich auch hier die Fortpflanzungsversuche (Ablegerbildung) bereits als eine gewisse Degenerationserscheinung auffassen, denn ich habe auf den betreffenden Nestern nie Geschlechtstiere oder große Puppen gesehen. — Meine künstliche Kolonie I 4a wechselte nicht weniger als viermal in $1^1/_2$ Jahren ihren Standort, was sich aus der völligen Abtrennung vom Mutternest erklärt. (Vgl. Schulz 1924.)

langsam zur heutigen Kolonie I 2 (schwarz markiert) entwickelte. Die alten, heute nicht mehr begangenen Wege sind gestrichelt. Als ein Bruchstück der früher in den Bestand führenden Straße des verlassenen Nestes I 2 und seines ehemaligen Verbindungsweges mit der Kolonie I 1 ist die heutige 12 + 10 m Straße des Nestes 1 1 aufzufassen. Eine ähnliche Entwicklung sehen wir an der Straße zwischen den Kolonien V 10 und V 13, die ebenfalls am Bestandsrand entlang läuft (s. Abb. 18). Die Nester V 9 und V 11 waren aus Kastellen hervorgegangen, wie die nicht auf das Nest, sondern am Hügel vorbeilaufende Straße zeigte. Zahlreiche Minierarbeiten in nächster Nähe der Straße besonders an den Wurzeln

Abb. 13. Drei Kastelle der Siedlung III an der Feldgrenze. Das mittlere scheint sich zu einem Ableger zu entwickeln. Das Kastell an den Wurzeln der Fichte (links) enthielt keine Brut.

alter Fichtenstöcke ließen weitere Kastell-Koloniegründungen erwarten. Diese meist sehr langen Straßen, welche durch ihre Stützpunkte zur Siedlungsbildung beitragen und oft viele Nester miteinander verbinden, werden auch nach dem Zerfall einzelner Kolonien häufig beibehalten[1]) und erleichtern dadurch die Rekonstruktion alter Siedlungen bedeutend. Auch liegen diese Straßen fast immer am jetzigen oder ehemaligen Bestandsrand[2]) (Abb. 13) oder in feuchten Tälern, wo die besten Lebensbedingungen gegeben sind. Wir beobachten bei den Siedlungen demnach

[1]) Daraus erklärt sich, daß der ursprünglichste Zweck solcher Straßenanlagen in der Nahrungs- und Baumaterialbeschaffung liegt.

[2]) Also auch auf dem Wirtschaftsstreifen, der verschiedene Holzarten und ungleichaltrige Bestände trennt (vgl. Siedlung VII Abb. 18).

genau dieselbe Standortwahl wie bei dem Einzelnest: Ein Meiden von dem Wind stark ausgesetzten Nord- und Westhängen, ein Bevorzugen von sonnigen südlich oder südöstlich orientierten Bestandsrändern und windgeschützten, feuchtwarmen Seitentälchen[1]) (vgl. III. Abschnitt und Steiner 1925). Dies ist wiederum ein Zeichen, daß die Waldameisen in der Feuchtigkeit und Wärme ihre wichtigsten Lebensfaktoren sehen, und daß sie windgeschützte Standorte bevorzugen, da der Wind die Nestkuppeltemperatur vermindert und somit einen störenden Einfluß auf den Wärmehaushalt der Kolonie ausübt (vgl. Steiner). Die Siedlungsbildung ist also als eine Anpassung an spezielle Existenzbedingungen und deren größtmög-

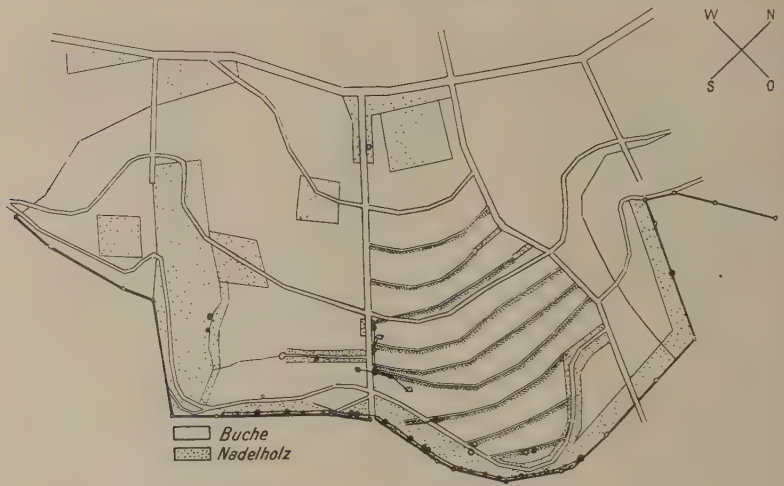


Abb. 14. Übersichtskarte der Siedlung III. (Maßstab 1 : 11000.)

liche Ausnützung aufzufassen. Wir werden selten einen Ameisenhaufen finden, ohne nicht in seiner Umgebung Reste von alten, Anfänge von neuen oder bereis völlig entwickelte Kolonien zu sehen. Gerade diese Nester-Verbände tragen ganz erheblich zur Nützlichkeit von *F. rufa* bei; sie fassen die Aktionskreise der Einzelniederlassungen zum großen Jagdgebiet zusammen, durch gemeinsame Beutestraßen (s. Abb. 12) und Kastelle (s. Abb. 14) wird die Sammeltätigkeit, die ohne diese Einrichtungen zweifellos verschieden wäre, ziemlich ausgeglichen. Natürlich hängt die erfolgreiche Bekämpfung der Forstschädlinge durch die Waldameisen einerseits von der Stärke und Art[2]) des Befalles, andererseits von der Größe der

[1]) Vgl. Siedlung I und V (Abb. 15 bezw. 18).

[2]) Neben der Stärke des Befalles spielt auch die Schädlingsart eine Rolle. Im Kampf gegen Nonne, Forleule und Kiefernspanner hat sich *F. rufa* als wirksam erwiesen. Sehr verschieden lauten die Berichte über das Verhalten der Waldameisen zu *Lophyrus*-Larven. Eidmann (1926) beobachtete, daß eine große Menge Blattwespenraupen der verschiedensten Spezies von *F. rufa pratensis* eingetragen wurden, Schulz (1925) spricht sich dagegen aus.

Rufa-Siedlung, d. h. von der Anzahl, der Dichte, der durchschnittlichen Größe und dem biologischen Zustand der Einzelkolonien ab. Inwieweit das Vorhandensein von Aphiden im Jagdgebiet von *F. rufa* auf die Größe eines Ameisenhorstes Einfluß hat, muß erst durch eingehende Beobachtungen festgestellt werden.

Um einen Überblick über die Tätigkeit von *F. rufa* geben zu können, stellte ich auf Grund zahlreicher Beobachtungen fest, daß von den 100 Ameisenkolonien beider Reviere nur ungefähr 75 ein Jagdgebiet von durchschnittlich 0,5 ha Größe aufweisen konnten. Die anderen waren zum größten Teil Ableger und alte oder durch biologisch-pathologische Veränderungen des Staatenlebens gestörte Kolonien (s. voriges Kapitel). Die 75 Nester mit einer durchschnittlichen Höhe von 0,80 m und einem durchschnittlichen Umfang von 8 m bejagten demnach unter normalen Verhältnissen einen Waldkomplex von durchschnittlich 37,5 ha Größe, rund den 8. Teil des ganzen Nadelwaldes beider Förstereien.

Hat man so durch verschiedene Beobachtungen bei normaler Biozönose das Jagdgebiet einer oder mehrerer *Rufa*-Kolonien festgestellt, so liefert unter besonderer Berücksichtigung der hier nicht näher betrachteten Siedlungsdichte die Reduktion der errechneten Tätigkeitsfläche auf mindestens die Hälfte (vgl. VI. Abschnitt) eine genügend zuverlässige Größenbeurteilung eines event. „Ameisenhorstes", was für die in Schädlingsrevieren zu ergreifenden Bekämpfungsmaßnahmen sehr wichtig ist. In größerem Umfang veröffentlichte Parallelbeobachtungen sind hierfür unbedingt notwendig. Wie sehr verschieden und unzureichend vorerst noch die Angaben über die durchschnittliche Jagdgebietsgröße eines Ameisenhaufens in Schädlingsrevieren sind, möge folgende Tabelle zeigen:

Jahr	Ort	Schädling	Holzart	Durchschnittliche Größe eines Ameisenhorstes auf 1 Nest reduziert	Nest(Volks)-größe	Quellenangabe
1908	Wirschkowitz	Nonne	Kiefern-Stangenholz	0,50 ha	—	Schulz (1925)
1924	Wirschkowitz	Nonne u. Eule	Kiefern-Stangenholz	0.58 ha	Normalkolonie	Schulz (1925)
1924	Wirschkowitz	Nonne u. Eule	Kiefern-Stangenholz	1.00 ha und mehr	große Nester (1,50 m Höhe)	Schulz (1925) u. Gruhl (1925)
1924	Volpersdorf	Nonne	Fichte	0,30 ha	größere Kolonie	Schulz (1924)
1924	in der Neumark	Eule	Kiefer	0,20 ha	—	Schönberg (1924)
1924	in der Grenzmark	Eule	Kiefer	weniger als 0,20 ha	—	Schönberg (1924)
1924	Griesel	Forleule	Kiefer	0,11 ha	—	Eidmann (1927)

Wenn diese Angaben als Parallelbeobachtungen von Bedeutung werden sollen, so sind unbedingt neben einer allgemeinen örtlichen Beschreibung die oben erwähnten Einzelfaktoren, wie genaue Größenangabe der Kolonien, Siedlungsdichte, Bestandsbildung und wenn möglich auch die meteorologischen Elemente (insbesondere die Monatsisothermen und die Regenhöhe) anzugeben. Bei dem wachsenden Interesse, das heute die Praxis der biologischen Bekämpfungsmethode entgegenbringt, ist es zu hoffen, daß durch weitere Mitteilungen in der oben angedeuteten Weise der forstliche Nutzen von *F. rufa* mehr und mehr erkannt wird.

3. Die Rassen.

Von praktischer Bedeutung kann auch das Verhalten der einzelnen Waldameisenrassen zu den verschiedenen Schädlingen (vgl. Escherich 1924) und die Beziehungen der *Rufa*-Rassen untereinander, letztere namentlich innerhalb einer Siedlung, werden. Wie erwähnt, stehen die Bewohner eines Nestes jedem Individuum, das nicht zu ihrer Sozialgemeinschaft gehört, feindlich gegenüber. Dieser Kampfinstinkt wirkt sich sogar gegen die eigene Art und selbst Rasse aus und zeigt sich in den sogenannten Ameisenkriegen, die oft lange dauern und meist mit der völligen Aufreibung der feindlichen Kolonie enden. Zeuge einer solchen „Schlacht" war der frühere Förster von Mehren, der mir seine Beobachtung genau schilderte. Im Jahre 1888 lagen an der Provinzialstraße Daun—Mehren im 60—70 jährigen Fichtenbestand zwei große Ameisenhaufen, die miteinander in Fehde lebten. Eines Tages sah er, wie die Ameisen beider Nester in großen Mengen aufeinander eindrangen, und der Boden voll von toten Kämpfern lag. Wie der Krieg ausging konnte er nicht sagen; jedenfalls mit der Zerstörung oder Vertreibung der einen Kolonie und einer großen Schwächung des Siegers; denn heute kündet nur noch ein relativ kleines Nest am Rande des nunmehr schon ungefähr 30jährigen Jungfichtenbestandes von der einstigen Größe. Diese erbitterten Fehden sind meist auf Grenzstreitigkeiten zurückzuführen, stehen also mit oft nur unscheinbaren temporären Verschiebungen im Straßensystem benachbarter Kolonien in enger Wechselbeziehung. Wir haben bereits gesehen, wie leicht eine Verlegung des Jagdgebiets durch anormale Biozönose u. a. m. hervorgerufen werden kann. Hat dies einen störenden Einfluß auf eine andere Niederlassung, so ist der Anlaß zum Kampf gegeben. Indifferendes Verhalten von zwei benachbarten Nestern zueinander ist meist auf gleiche Stärke zurückzuführen, kann aber auch ein Übergang zu freundschaftlichen Beziehungen sein. Diese dem Wesen der Ameisen so fremde Erscheinung hat ihren Ursprung in den verschiedensten Dingen: Völlige Kampfeserschöpfung, Not und Erhaltungstrieb können sogar feindliche Kolonien zum Zusammenschluß veranlassen. Bei meinen künstlichen Ablegerversuchen auf dem Franzosenkahlabtrieb in den Distrikten 34 und 35 beobachtete ich sogar eine völlige Verschmelzung von zwei kleinen Nieder-

lassungen, die ich etwa 15 m voneinander entfernt angelegt hatte (vgl. Forel 1898). Bedingung hierfür ist nach Wasmann (1900) immer eine systematisch nahe Verwandtschaft der betreffenden Nestbewohner, die auch bei meiner Beobachtung vorhanden war, denn die Mutternester der künstlichen Ableger waren nicht nur von der gleichen Rasse bewohnt, sondern standen sogar durch eine Straße miteinander in Verbindung. Wir finden daher den freundschaftlichen Verkehr auch meist in Siedlungen mit großer Dichte. Er kann sich sogar von einer gegenseitigen Duldung bis zu einem gemeinsamen Jagdgebiet, ja selbst bis zur Verschmelzung einzelner Nester auswachsen (Doppelhügelnester). Trotzdem dürfen wir nicht für jede Siedlung dieses Verhältnis annehmen. Im Laufe der Zeit werden immer Einzelteile der Siedlung durch innere und äußere Einflüsse von dem ganzen Verband losgelöst, und so bilden sich Untersiedlungen und Gruppen, die durch Nachbarschaft verbunden sind und Freundschaft tauschen (s. Abb. 18 Siedlung VII). Die Einzelgruppen aber entfremden sich immer mehr.[1]) Diese Ausführungen zeigen, daß das Verhalten der Siedlungsnester zueinander hauptsächlich von zeitlichen Veränderungen im Straßensystem abhängig ist.

VIII. Geschichte der Ameisensiedlungen.

In diesem Abschnitt haben uns nicht mehr die oft nur kleinen, unscheinbaren Verschiebungen des Jagdgebietes, sondern die großen Änderungen, die sich über viele Jahre erstrecken, zu beschäftigen. Wenn ich von der Geschichte der Ameisensiedlungen spreche, so möchte ich diesen Begriff nicht so weit fassen, wie es auf den ersten Blick scheint, denn es war unmöglich bei der relativ kurzen Zeit, die mir zur Verfügung stand, die ganze Entwicklung sämtlicher Ameisensiedlungen zu studieren; dies wäre eine Arbeit für sich, die ein an zuverlässigsten Beobachtungen reiches Leben voraussetzen würde. Dennoch will ich an diesem interessanten Thema nicht achtlos vorübergehen, da ich glaube, daß es, als Schlußstein meiner Arbeit gedacht, eine nicht unwichtige Ergänzung zu den übrigen Aufzeichnungen bildet, zumal wir auch wieder hier den Einfluß des Klimas und der forstlichen Betriebswirtschaft, vielleicht sogar am klarsten, sehen.

Meine eigenen Wahrnehmungen wurden unterstützt und erweitert durch Mitteilungen von zwei 70jährigen Förstern, eines Rottmeisters und eines 80jährigen Landwirtes, die zum Teil ihr ganzes Leben in dieser Gegend verbracht haben und mit den Waldverhältnissen bestens vertraut sind.

---

[1]) Ein Zeichen hierfür ist das feindliche Verhalten der Bewohner des Nestes I 3 zu den Ameisen der Kolonie I 1 und I 2, und die langsam fühlbare Entfremdung der beiden letztgenannten Nester (s. VI. Abschnitt u. Abb. 15).

1. Geschichte des Waldbaus im Beobachtungsgebiet.

Ehe ich Näheres über die Vergangenheit der *Rufa*-Siedlungen berichte, möchte ich die Entwicklung des Waldbaus in der Eifel kurz vorausbesprechen, weil sie mit dem Vorkommen der Waldameisen mehr oder weniger eng zusammenhängt. Noch zu Beginn des vorigen Jahrhunderts bestand der größte Teil dieser Gegend aus weiten Ödländereien, die riesige Heide- und Ginsterflächen bildeten. Die flachgewölbten vulkanischen Bergkuppen waren mit Lavablöcken und Wacholderbüschen übersät, zwischen denen ein dürftiger Graswuchs nur eine kümmerliche Viehweide erlaubte. Ackerbau wurde nur in geringem Maß getrieben, von Waldbau konnte vorerst gar keine Rede sein. Einzig bestandsbildend waren Buche und Eiche, die sich durch Stockausschlag vermehrten. Wir können mit diesen Verhältnissen bis in das erste Jahrzehnt des vorigen Jahrhunderts rechnen.

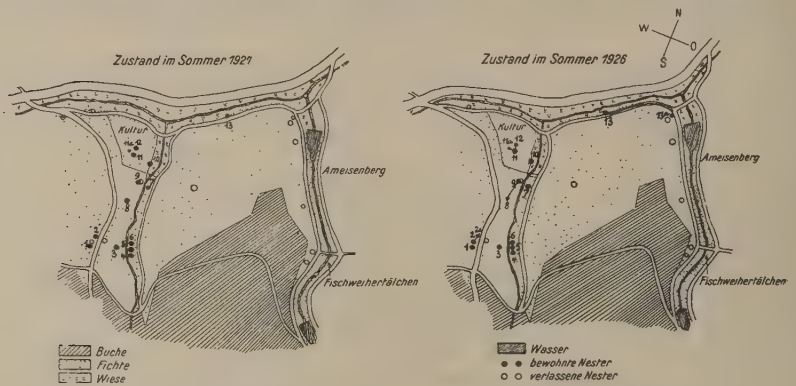


Abb. 15. Veränderungen innerhalb der Siedlung I im Laufe eines Jahres. (Maßstab 1 : 14000)

Dann begann man (um 1820) in größerem Maßstab planmäßig mit dem erstmaligen Anbau von Nadelholz[1]). Aber erst in die Mitte des 19. Jahrhunderts dürfen wir die Anfänge einer intensiveren Ödlandaufforstung setzen.

Den ältesten Nadelholzanbau (um 1830) zeigen die Distrikte 51 und 52 entlang dem Fischweihertälchen (s. Abb. 1 u. 15). Dann erfolgte fast zu gleicher Zeit (um 1845) die Aufforstung der Distrikte 26, 28, 32, 48 und 49, die bis dahin mit überalten, schlechtwüchsigen Buchen und Eichen bestockt waren, mit Fichte und Kiefer. Besonders in den Distrikten 51 und 52 entlang dem Fischweihertälchen wurden, wie aus den Akten der Oberförsterei zu ersehen ist, in der Folgezeit eine große Anzahl von Durchforstungen, Abtrieben und Neupflanzungen (zum Teil anderer Holzarten) vorgenommen. Aus den Namen, mit denen die Bauern die einzelnen Distrikte beider Reviere bezeichneten, ließ sich mit großer Sicherheit auf

[1]) Daß in früheren Zeiten der Erdgeschichte im Beobachtungsgebiet auch Nadelholz orkam, zeigt die Anmerkung auf S. 3.

den früheren Charakter dieser Waldparzellen schließen, wie ich an Hand der Bestandsgeschichte auf der Oberförsterei feststellte. Die Bezeichnung „Ameisenberg" für den Distrikt 52, wo heute keine Spur von Waldameisen[1]) zu finden ist, gab mir daher Veranlassung, die Möglichkeit einer eventuellen Identität der Siedlung I mit einem früheren Kolonieverband im „Ameisenberg" zu untersuchen (s. Abb. 1 u. 15). Im Folgenden habe ich die Ergebnisse zusammengestellt.

2. Die Siedlungen in der Försterei Mehren.

Abb. 15 gibt ein klares Bild der jüngsten Veränderungen innerhalb der Siedlung I. Diese sind zum größten Teil auf Entnahme von Ameisen und Baumaterial zum Zweck künstlicher Koloniegründungen im vergangenen Jahre und auf Pflanzeninvasion zurückzuführen. Die Nester I 5 und I 12 entstanden durch Aufschütten von Baumaterial auf Ameisenstraßen und Kastelle. Nest I 8 ist ein vorjähriger Ableger von Nest I 9. Die Siedlung I vergrößerte sich demnach um drei Nester.

Soweit ich die Veränderungen innerhalb der Siedlung I zurückverfolgen konnte, hat diese folgende Geschichte: Seit Menschengedenken hat sie den jetzigen Standort. In früheren Zeiten konzentrierte sie sich um den Bach, worauf die sehr alten Nester I 6, I 7, I 9 und das zwischen den Kolonien I 4 und I 6 liegende verlassene Nest hinweisen, die sämtlich am ehemaligen Wald-Wiesenrand lagen. Von verschiedenen Seiten wurde mir versichert, daß sich am Bach entlang noch mehrere Hügel befanden, die sich jedoch wegen des starken Jungwuchses nicht mehr nachweisen ließen. Wahrscheinlich sind sie beim Auspflanzen des früheren Wiesentälchens mit Fichten zerstört worden. Die Kultur entstand in den Jahren 1917/18. Die Stocknester I 10 und I 11 können also noch nicht älter als 10 Jahre sein. Das Nest gegenüber den Kolonien I 1 und I 2, heute völlig von *Impatiens noli tangere* überwachsen, wurde im Winter 1925 beim Fällen zerstört. Die Ameisen gründeten vermutlich die Kolonie I 1. Das Baumstubbennest I 3 hat schätzungsweise ein Alter von 5 Jahren (s. Abb. 5 u. 6 mit dem dazugehörigen Text). Abb. 16 zeigt ein mitten im Fichtenbestand des Distrikts 48 liegendes verlassenes Riesennest. Es befindet sich an einem sehr alten Holzabfuhrweg, in den es bis zur Hälfte hineingebaut ist. Nach dem Nestmaterial zu schließen, kann es noch nicht viele Jahre verlassen sein. Es wurde mir als Spitzkegelhügel beschrieben. — Da der Weg, an dem Nest I 13 liegt, vor 30 Jahren gebaut worden ist, darf diese Kolonie kein höheres Alter beanspruchen; sie ist höchstwahrscheinlich der letzte Rest eines riesigen Volkes, dessen blühende Siedlung um die Jahrhundertwende im Fischweihertälchen lag, worauf noch die 113 m-Straße (Abb. 11) hinweist (vgl. über das Alter der Ameisenstraßen und ihre Bedeutung für die Rekonstruktion verschwundener Siedlungen).

[1]) Daß der Volksname sich auf das Vorkommen von *F. rufa* und nicht anderer Ameisen bezieht, ist bei der auffallenden Bauform der *Rufa*-Nester als sicher anzunehmen.

Die Siedlung am Fischweiherbach hat nach der Beschreibung des Försters und mehrerer Holzhauer aus einer beträchtlichen Anzahl Nester bestanden, deren Standort ich teilweise in Abb. 15 angedeutet habe. Es läßt sich jedoch nur noch das riesige Nest am untersten Fischweiher genau nachweisen. Heute ist es völlig von *Rubus idaeus* überwuchert, ehedem war es neben dem Nest, das Abb. 16 wiedergibt, der größte Ameisenhügel der ganzen Försterei. — Das Fischweihertälchen bildet jetzt eine Fichtendickung, war früher aber eine Wiese. Da der „Ameisenberg" ziemlich steil in das Tal abfällt, vermute ich, daß hier *F. rufa* im Laufe der Zeit

Abb. 16. Verlassenes Riesennest mit Sauerklee *(Oxalis acetosella)* überwachsen.

den ganzen Hang besiedelte — analog einer Beobachtung von Wasmann (1909) — und so allmählich in das Tälchen herabwanderte. Daß eine schmale Wiese für die Zusammenhänge eines Kolonieverbandes kein Hindernis bietet, zeigte schon die Siedlung I. Es ist also zu vermuten, daß bei den dauernden Beunruhigungen der Ameisen, welche die Bestandsänderungen im Distrikt 52 mit sich brachten (s. oben!), sie an den Rand des Fichtenbestandes in Distrikt 48 herüberzogen. Hierbei stütze ich mich auf verschiedene Parallelbeobachtungen, auf die Bestandsgeschichte der angrenzenden Distrikte und nicht zuletzt auf die Aussagen des Försters, der versicherte, auch an der „Ameisenberg"-Seite des Tälchens Nesthügel von *F. rufa* vor vielen Jahren gesehen zu haben. Damit ist festgestellt, daß eine blühende Siedlung, die wahrscheinlich dem Distrikt 52 den Namen gegeben hat, und die im Fischweihertälchen lag, bis auf kleine Reste an der Nordspitze des Distrikts 48 und Nest I 13 gänzlich verschwunden ist.

Letzteres gehört also geschichtlich nicht zur Siedlung I, die unabhängig entstanden ist. Ähnliche Beispiele fand ich verschiedentlich (vgl. die verlassenen Nester auf Abb. 1).

Die noch in blühendem Zustand befindlichen Siedlungen II und III haben schon viele Jahrzehnte denselben Standort. Ein Herüberwandern der Ameisen von der verlassenen Siedlung im Distrikt 40 an den Bestandsrand (Distrikt 41 u. 43) ist nicht anzunehmen (vgl. Abb. 1).

3. Die Siedlungen in der Försterei Steiningen.

In der Försterei Steiningen konnte ich schon früher einige interessante Veränderungen beobachten. Während im Distrikt 32 das alte Riesennest V 1 verlassen wurde, und das starke Volk einige Meter entfernt einen

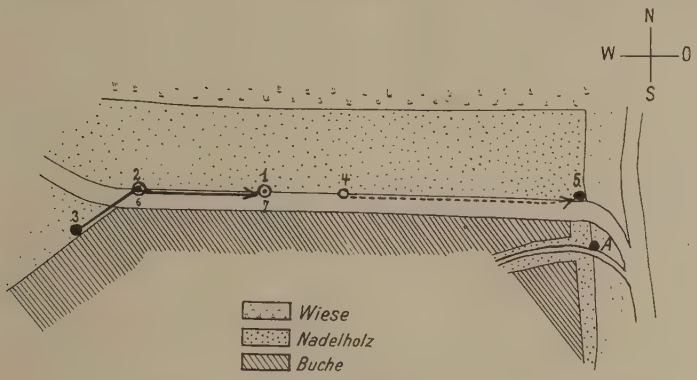


Abb. 17. Karte der beobachteten Umzüge und Koloniegründungen in der Siedlung VI. (Maßstab 1 : 1750.)

neuen Hügel baute,[1]) war ich am 19. VIII. 1926 in Distrikt 29 (Siedlung VI) Zeuge eines Umzugs. Eine stark begangene Ameisenstraße lief am Rand des Hüttenweges entlang bis an die Feldgrenze; dort bemerkte ich ein kleines Nest, das seinerseits wieder einen winzigen Ableger gebildet hatte, der jedoch bald verschwand. Auf der Straße zählte ich bis 15 ungeflügelte ♀♀, die von den ☿☿ in das neue Nest getragen wurden. Dieser Vorgang war mir um so interessanter, als die „Mutterkolonie“ (4) im Frühjahr erst von dem normal großen Ameisenhaufen 3 gegründet schien und bei Beobachtung des Umzugs noch verhältnismäßig klein war. Im Frühjahr 1927 fand ich Nest 4 verlassen und Nest 5 zwar noch nicht groß, aber trotzdem in gutem Zustand. Die Verbindung mit Nest 4 war aufgegeben, ein Zeichen, daß es sich am 19. VIII. 1926 nur um eine Umzugsstraße gehandelt hatte (vergleiche VI. Abschnitt). Mitte August 1927 fand ich auf dem alten, vielleicht vor 2—3 Jahren verlassenen Nest 2, das

[1]) Nest V 4 ist wahrscheinlich zur gleichen Zeit durch Abspaltung von Nest V 3 entstanden.

im günstigsten Fall zur Bedeutung einer „Zwischenstation“[1]) von Nest 3 herabgesunken war, einen neuen Ableger (6), der aber schwache Tätigkeit zeigte. Am Vormittag des 6. IX. 1927 war ich zum zweiten Mal Zeuge einer Wanderung, die sich vom Ableger 6 nach einer winzigen Kolonie, welche das sehr alte Nest 1 als Standort gewählt hatte, bewegte. Die Straße war zwar nicht so lebhaft begangen, wie bei dem Umzug von Nest 4 nach Ableger 5, und ich konnte auch keine ♀♀ sehen, aber es ließ sich die Beförderung vieler ☿☿ durch ihre Kameraden und eine starke Tätigkeit im jüngsten Ableger (7) feststellen. Abb. 17 gibt den Rekonstruktionsversuch, den ich an Hand meiner Beobachtungen durchgeführt habe, wieder. Wir sehen demnach zuerst eine Siedlung am

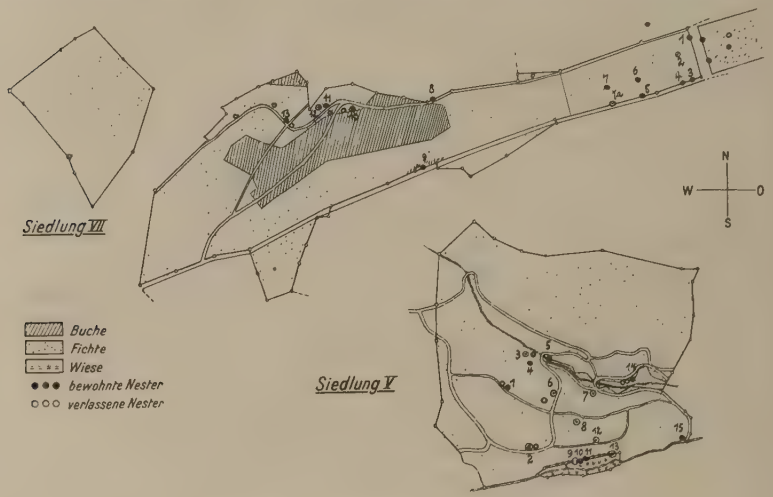


Abb. 18. Übersichtskarte der Siedlungen V und VII. (Maßstab 1 : 12700.)

Wirtschaftsrand[2]) und zwar in der Reihenfolge der Zahlen.[3]) Nach der Zerstörung der beiden ersteren[4]) beobachten wir eine starke Ablegerbildung des Nestes 3 stets in der Richtung, wo die alte Siedlung lag. (Die sehr schwache Kolonie A war an dieser Ablegerbildung nicht beteiligt.)

---

[1]) Zwischenstationen sind zu unterscheiden von Straßenstützpunkten (Kastellen). Vgl. Escherich (1917).

[2]) Die Buchen waren damals noch so klein, daß der Weg, an dem die Nester lagen, stärker der Wärmebestrahlung ausgesetzt war, als heute.

[3]) Ob und wie lange die einzelnen Nester nebeneinander bestanden haben, läßt sich nicht genau sagen.

[4]) Die Zerstörung ist höchstwahrscheinlich auf ein unvorsichtiges Aufasten der Rand-Fichten und Tannen zurückzuführen. Die herabfallenden Äste zerschlugen die darunterliegenden Nester. (Diese Annahme stützt sich auf eine diesjährige Beobachtung an gleicher Stelle.)

Mit der Geschichte der Siedlung V habe ich mich am eingehendsten beschäftigt. Ich möchte zuerst ihre „Riesennester" besprechen, die sich zum Teil auch in den Siedlungen III und VII befinden. Dieser Name, den ich den einzelnen Nesthaufen unter dem ersten Eindruck ihrer bedeutenden Dimensionen gegeben habe, war nach näherer Betrachtung der Niederlassung gar nicht gerechtfertigt. Das eigentliche, allein bewohnte Spitzkegelnest hat eine ganz normale Größe. Die erheblichen Höhen- und Umfangmaße werden nur durch den Unterbau vorgetäuscht, auf dem sich

Abb. 19. Nest V 2, die exzentrische Anlage auf der alten Nestbasis zeigend. Im Vordergrund der Holzabfuhrweg

der Hügel zentrisch oder exzentrisch erhebt (Abb. 19—21). Dieser riesige abgestumpfte Kegel ist die Basis eines früheren Nestes. Er besteht aus einer dunkeln, fetten Erde, in welcher das ehemalige Nestmaterial und die Kammern noch schwach zu erkennen sind.[1]) Sicherlich ist diese Erscheinung mit der Tätigkeit der Larven von *Cetonia floricola* in Zusammenhang zu bringen (vgl. V. Abschnitt, Eidmann 1925 und Werner 1926). Da aber zwischen dem alten Sockel und dem jüngeren Nest eine Verschiebung oder deutliche Abstufung (Abb. 19, 20 bezw. 21)

[1]) Völlig verlassene Nester oder solche mit einer stark seitlichen Verschiebung der heutigen Kolonie zeigen in ihrer Mitte eine muldenartige Vertiefung, die Reste des früheren Erdnestes. Die Ränder haben sich auf Grund der hier besonders starken Tätigkeit von *Cetonia*-Larven schneller in humose Erde verwandelt, als die inneren, dichter bewohnten Nestteile. Weil das noch brauchbare Baumaterial von den Ameisen wieder verwendet wurde, zeugen heute nur noch die ringförmigen Erdwälle von der Lage des alten Nestes.

festzustellen ist, muß es sich hier um zwei ganz verschiedene Kolonien handeln. An den Nestern V 7 (Abb. 20) und VII 10 habe ich sogar eine dreimalige Niederlassung nachweisen können, die immer ein Stück weiter den Hang herabgewandert ist. Für diese seltene Erscheinung habe ich zwei Erklärungsmöglichkeiten gefunden. 1. Die einzelnen Nester wurden verlassen und zum Teil später durch Ableger neu besiedelt. Hierfür sprechen meine bereits erwähnten Parallelbeobachtungen an der Umzugstraße in Distrikt 29 und an Nest I 5. 2. Das Volk ist durch tiefgreifende Einflüsse gestört worden, hat den Standort seines Nestes verschoben und dessen ehemalige Größe bis auf die heutige Form reduziert.[1]) Für die Gesamtsiedlung ergaben jedenfalls meine Umfang- und Höhenmessungen einen ganz bedeutenden Rückgang der durchschnittlichen Hügelgröße. (1,70 m Höhe 17,12 m Umfang zu 0,84 m Höhe 9,33 m Umfang, vgl. Größentabelle im II. Abschnitt.) Dasselbe ging auch aus den verschiedenen Berichten hervor. Die Angaben von einem 60 und mehrjährigen Alter einzelner Nester, die der 80jährige Bauer und der Förster mir machten, als sie mir an den heutigen Ameisenhaufen die frühere Größe und Lage erklärten, möchte ich aus kritischen Gründen nicht näher betrachten, obschon ich die Richtigkeit ihrer Aussagen verschiedentlich nachweisen konnte. Jedenfalls läßt sich die Siedlung V, die auf Grund ihrer auffallend großen Nester bei der ganzen dortigen Bevölkerung bekannt war, am weitesten zurückverfolgen. Der alte Bauer behauptete sogar, als Junge riesige Ameisenhaufen in dem früher dort stockenden Buchen-Eichen-Mischbestand beobachtet zu haben, die sich nach dem völligen Abtrieb in kleine Stocksiedlungen zersplitterten, bis um 1880, nach den ersten Durchforstungen des nachgezogenen Jungfichtenbestandes die Ameisen wieder hohe Hügel bauten. Die Ansiedlungsmöglichkeit von *F. rufa* im Laubwald hat, obwohl ich sie nur höchst selten beobachten konnte, durchaus nichts Unwahrscheinliches an sich, zumal, wenn einige Nadelhölzer, und sei es auch nur der hier häufige gemeine Wacholder *(Juniperus communis)*, vereinzelt im Bestand zu finden sind. Trotzdem möchte ich sie aus oben erwähnten Gründen nicht näher betrachten. Daß dagegen die Mitteilung von dem Zerfall der Riesensiedlung anläßlich des Kahlabtriebs in kleine Volksreste als sicher anzunehmen ist, zeigten die zum Teil erwähnten Parallelbeobachtungen (besonders das Verschwinden einer größeren Kolonie in Distrikt 34 anläßlich des Franzosenschlags). Die Siedlung in dem jungen dunkeln Fichtenbestand wird verständlich, wenn wir bedenken, daß die meisten Nester an Wegen lagen und so einer gewissen Wärmebestrahlung ausgesetzt waren. Wie bereits im III. Abschnitt des öfteren gezeigt, können wir auch hier wieder die Tendenz

[1]) Sehr schön zeigt dies die Umfangmessung von Nest VII 10. Erste Niederlassung: 17,50 m. Zweite Niederlassung: 6,80 m. Heutige Kolonie 2,60 m. Vgl. auch die Umfangmessung von Nest V 7 (Größentabelle).

nach Ausgeglichenheit der Standortsbedingungen beobachten (vgl. Steiner 1925). Ausgangspunkt der Niederlassung waren, wie bei Siedlung I, die beiden kleinen Tälchen, welche den Distrikt 32 gegen die Distrikte 31 und 33 abschließen, und von denen das letztere bis zu Nest V 7 früher auch Wiese war, während es heute mit jungen Fichten ausgepflanzt ist (Abb. 18). Diese Ansicht stützt sich nicht allein auf die Aussagen des alten Bauers, der V 13 und V 15 als die ältesten Kolonien

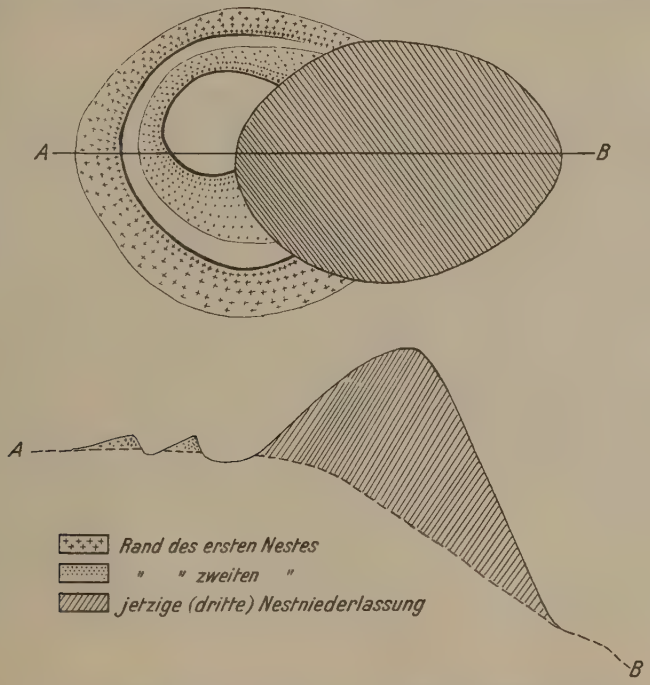


Abb. 20. Grundriß und Aufriß von Nest V 7, die dreimalige Niederlassung zeigend. Die weißen Stellen innerhalb der Nesträuder sind die Reste der ehemaligen Erdnester.

bezeichnete, sondern auch auf eine längere Betrachtung der Geländeausformung, der verlassenen Nester und der jetzigen Ameisenstraßen. Letztere tragen, wie erwähnt, oft wesentlich zur Rekonstruktion alter Siedlungen bei. Demnach darf ich annehmen, daß zwischen den Nestern V 5 und V 14 früher mehrere Kolonien gelegen haben, von denen man jedoch nur zwei bestimmt nachweisen kann. Sicherlich gehörten die alten Riesennester V 3 und V 7 auch zu jener ursprünglichen Niederlassung.

Die Geschichte der anderen Ameisensiedlungen konnte ich aus dem eingangs erwähnten Grund nicht genauer verfolgen. Auf ein sehr hohes Alter weisen auch die Niederlassung im Darscheider Gemeindewald und

die Siedlung VII hin (Abb. 1). Die geschichtliche Entwicklung der letzteren wäre besonders interessant, da der Distrikt 26 von jeher eine einzelne vom übrigen Bestand isolierte Waldparzelle dargestellt hat. Die Geschichte der Siedlung VI ist durch die derzeitige Bestandsbildung (Buchen- und Fichtenjungholz) völlig verwischt.

4. Gesamtbetrachtung der Siedlungsgeschichte.

Die Gesamtbetrachtung vorstehender Berichte an Hand der Abb. 1 zeigt, daß die Waldameisensiedlungen vorzugsweise in Distrikten liegen, die den ältesten Nadelholzanbau aufweisen. Größere Wanderungen sind nicht festzustellen; außer kleinen Veränderungen in der Siedlungsstärke und -dichte scheinen die Kolonieverbände normalerweise stets ihren alten Standort zu behalten. Bei Betrachtung desselben finden wir überall die im II. Abschnitt bereits erwähnten Lagen: Feucht-warme Tälchen, feuchtsonnige, meist südlich orientierte Bestandsränder und geschützte Lichtungen. Wir dürfen daher auch annehmen, daß das Vorkommen von *F. rufa* in der hiesigen Gegend durchaus nicht an den erst im 19. Jahrhundert erfolgten Nadelholzanbau gebunden war, sondern daß die Waldameisen auf Grund der hier herrschenden, für sie günstigen bioklimatischen Verhältnisse schon in früheren Zeiten die von ihnen besonders bevorzugten, öfters beschriebenen Standorte besiedelten. Diese Annahme schaltet natürlich nicht die Tatsache aus, daß heute, bei dem Vorhandensein größerer Nadelwälder, die rote Waldameise diese den Laubholzdistrikten vorzieht (s. Abb. 14 Siedlung III und Schulz, Deutscher Forstwirt 1925, S. 214). Da wir in der weiteren Umgebung von Daun eine ähnliche Verbreitung von *F. rufa* wie in den beiden Förstereien beobachten, glaube ich, daß die öde Vulkaneifel trotz ihrer für so viele Lebewesen ungünstigen Existenzbedingungen auch früher eine reiche Ameisenfauna aufweisen konnte. Besonders gilt dies für die Gattung *Formica*, die sich wahrscheinlich mit Hilfe ihrer unabhängigen Arten in der Gegend angesiedelt hat (vgl. VII. Abschnitt und Eidmann 1926).

Nach dem eben berichteten Ergebnis meiner geschichtlichen Untersuchungen, die zu einer uralten, mehr oder weniger unveränderten Lage der verschiedenen Kolonieverbände geführt haben, müssen wir uns fragen, worin der Grund für den Siedlungsuntergang liegt. Es ist anzunehmen, daß, abgesehen von biologisch-pathologischen Veränderungen im Ameisenstaat (*Lomechusa strumosa*!) nur eine starke Verschiebung der klimatischen Standortsverhältnisse oder Nestzerstörung einen völligen Siedlungstod herbeiführen können. Praktisch wird dies immer der Fall sein, wenn es sich um Totalabtrieb eines „Ameisendistriktes" handelt. Hier gehen nämlich klimatische Veränderungen und Nestzerstörungen Hand in Hand. Oft ist das gestörte Ameisenvolk stark genug, die gewaltigen Veränderungen zu überwinden und sich in späteren Jahren wieder bedeutend zu vermehren, aber ebenso oft werden die mit solchen Einwirkungen verbundenen

riesigen Volksverluste zum Untergang führen. Meine Beobachtungen brachten mich zu der Überzeugung, daß sowohl der Grün- und Grauspecht, als auch Schwarzwild, Hirsche und andere Tiere[1]) Ameisennester unter Umständen stärker beschädigen können, niemals aber die Urheber eines Siedlungstodes sind. Wenn ein solcher vorliegt, haben wir es fast immer mit einem durch den Menschen hervorgerufenen Einfluß zu tun. Unvorsichtiges Holzfällen und unsaubere Wirtschaft, wie sie z. B. Abb. 21 zeigt, Mutwillen und Unwissenheit halte ich für die Ursache des Verschwindens so vieler ehedem blühender Kolonieverbände und auch für

Abb. 21. Nest V 12, zentrisch auf alter Nestbasis angelegt, zeigt die unsachgemäße Arbeit der Holzhauer.

den starken an Siedlung V beobachteten Rückgang. Zahlreiche Brandbeschädigungen, große Steine und Spiritusflaschen konnte ich nicht selten in Ameisennestern wahrnehmen. Den stärksten Einfluß auf die gesamte hiesige Siedlungsgeschichte hatte aber das Sammeln von Nestmaterial, das in Ermangelung von Stroh dem Vieh als Streu dienen sollte, in dem Winter 1921 auf 1922 infolge des Notjahres (Dürre); die sicher nicht nur einmal[2]) vorgenommene Radikalzerstörung der Kolonien, besonders in den

[1]) Die Spechte schaden durch Einschläge und Entnahme von Ameisen, das Schwarzwild durch Einschieben im Winter, die Hirsche durch Zerschlagen des Nesthügels während der Brunft. Schulz erwähnt auch den Dachs als Zerstörer seiner künstlichen Ameisenkolonien (Deutscher Forstwirt 1925, S. 214).

[2]) Ich selbst beobachtete dies an Nest II 9. Im Frühjahr 1927 bauten die Ameisen den Hügel wieder auf. Die sehr alten Ringwälle der Nester V 7 u. VII 10 zeugen von Nestzerstörung in früheren Zeiten (Abb. 20).

Siedlungen III, V und VII gibt auch die beste Erklärung für das Verschwinden der Riesennester, die Verschiebung der Ameisenhaufen und das Entstehen der Doppelhügelkolonien. Von zuverlässiger Seite wurde mir mitgeteilt, daß damals die Bauern nachts die gewaltigen, „zimmergroßen" Ameisenhügel völlig abtrugen, so daß sie am nächsten Morgen von der Bildfläche verschwunden waren. Für mehrere dieser Kolonien brachte dieser Radikaleingriff den Untergang. Die Reste des riesigen Volkes bauten die neuen Nester, welche die Abb. 7, 8, 19, 20 und 21 wiedergeben.

Aus diesen Mitteilungen geht hervor, wie unendlich viel noch auf dem Gebiete der Volksaufklärung zu leisten ist. Gerade den Forstbeamten erwächst die Pflicht, durch sachgemäße Anleitung ihrer Waldarbeiter jede Beschädigung der Ameisenhaufen zu verhindern und durch unnachsichtliche Anwendung des Feld- und Forstpolizeigesetzes endlich der traurigen Gewinnsucht der Puppen- und Streusammler und der sinnlosen Zerstörungswut so vieler Menschen zu steuern. Es ist erfreulich zu beobachten, daß seit den letzten großen Insektenkalamitäten in Nord- und Süddeutschland (1924 u. 1925), wo die Bedeutung der Waldameisen für den Forstschutz klar hervortrat, auch in der Literatur der forstlichen Praxis die biologische Bekämpfung von Forstschädlingen mit Hilfe der roten Waldameise und ihr Nutzen für die Forstwirtschaft eingehend erörtert wurde. Es ist zu hoffen, daß nunmehr in weitesten Forstkreisen die Erkenntnis durchdringt, daß wir der Natur für jeden Bundesgenossen im Kampf mit den Waldschädlingen dankbar, und auf seinen Schutz besonders bedacht sein müssen!

C. Schluß.

I. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit seien im Folgenden nochmals kurz zusammengefaßt:

1. Die Förstereien Mehren und Steiningen der Staatsoberförsterei Daun bilden das Hauptbeobachtungsgebiet. Sie zeigen bei einer jährlichen Regenmenge von 760 mm eine Jahresisotherme von 6—7° C. Das Klima ist kein ausgesprochen kontinentales und bietet im allgemeinen keine günstigen Lebensbedingungen für Pflanzen- und Tierwelt. Der Insektenreichtum der Gegend ist verhältnismäßig gering; von Forstschädlingen ist nur *Hylobius abietis* bemerkenswert.
2. Demgegenüber sind die Ameisen, insbesondere die Waldameisenrasse *Formica rufa pratensis* Retz. häufig. Die Entwicklung dieser Ameise ist in hohem Maße vom Klima abhängig. Der Hochzeitsflug findet während des ganzen Sommers statt. ♂♂ und ♀♀ gelangen in verschiedenen Nestern zur Entwicklung.

3. Die Nester von *F. rufa* sind auf Grund der geringen Verdunstungshöhe und der Bodenverhältnisse im Beobachtungsgebiet vorwiegend oberirdisch. Daher kann die Größenmessung bei Berücksichtigung der Sandperipherie ausnahmsweise ein Kriterium für den Volksreichtum abgeben. Das Größenverhältnis von Nesthöhe zu Nestumfang ist durchschnittlich 1 : 10 und ist hauptsächlich vom Klima (Standort), der Struktur und dem Alter des Nestes abhängig. Unter den Nestformen sind besonders das Besiedeln frischer Fichtenstöcke und die Doppelhügelkolonien bemerkenswert. Im ersten Fall zeigt *F. rufa pratensis* eine große Fähigkeit im selbständigen Anlegen von Holznestern; die zweite Bauart läßt sich auf verschiedene Weise erklären.
4. Hauptbestimmend für den Standort der Ameisennester sind Nahrungs- und Klimaverhältnisse. An weitaus den meisten in den verschiedensten Gegenden Deutschlands beobachteten Nestern ließ sich eine südliche Orientierung und eine gegen Norden und den Wind geschützte Lage feststellen. Meine Beobachtungen lassen vermuten, daß dem Licht nicht die gleiche Bedeutung wie der Feuchtigkeit und Wärme für *F. rufa* zukommt. Für den Wärmehaushalt der Ameisenkolonie ist die Nestkuppel von größter Wichtigkeit. Positive Wärmefaktoren sind der Sonneneinfluß durch Nestbestrahlung und die Produktion von Atmungswärme, negative Wärmefaktoren die Luft und Bodentemperatur. Aus den Standorten der Waldameisenkolonien an Stellen, die eine hohe Luft- und Bodenfeuchtigkeit aufweisen, lassen sich sichere Schlüsse auf das Feuchtigkeitsbedürfnis von *F. rufa* ziehen. Auf die wechselnden klimatischen Bedingungen reagieren die Ameisen durch entsprechenden Nestbau. Es gibt jedoch auch für diese Anpassungsfähigkeit eine Grenze.
5. Es ist anzunehmen, daß die Ameisensäure einen zerstörenden Einfluß auf einzelne, in allernächster Umgebung des Nesthügels lebende Pflanzen ausübt. Der Umfang dieser Beschädigung ist aber so gering, daß ihm praktisch keine Bedeutung zukommt.
6. Die Pflanzeninvasion erklärt sich aus der Üppigkeit der Waldbodenflora. Sie ruft für die Kolonie starke klimatische Veränderungen hervor und ist deshalb für *F. rufa* nachteilig. Am wenigsten schadet sie den Stocknestern. Bei völliger Invasion wandern die Ameisen aus.
7. *F. rufa* ist sehr wohl imstande, lebenskräftige Insekten zu töten, mit Ausnahme besonders hart gepanzerter, schneller und stark behaarter Individuen. Ihr großer forstlicher Nutzen steht fest und ist auch durch meine Beobachtungen erneut festgestellt.
8. Frischgeschlüpfte Imagines von *Cetonia floricola* Hbst. fand ich in größerer Anzahl auf Nestern der roten Waldameise. Zwei Rosenkäfer beobachtete ich sieben bezw. acht Stunden lang auf dem Nesthügel.

9. *F. rufa* besucht verhältnismäßig stark in ihrem Jagdgebiet befindliche Pflanzenlauskolonien. Eine Erforschung der Baumkronenfauna dürfte diese Beziehungen weiter aufklären. Ich konnte solche für *F. rufa pratensis* und folgende Aphiden feststellen: *Aphis cardui* L. (sensu Franssen 1927), *Aphis (Dentatus) sorbi* Kalt, *Aphis pomi* de Geer, *Lachnus pichtae* Mordw. *Pterochlorus exsiccator* Alt, *Lachnus piceicolus* Cholodk. (Sexualgeneration). Die Beziehungen beschränken sich auf einen gewissen Schutz, den die Pflanzenläuse durch ihre Wirtsameisen genießen.
10. Die Ausdehnung des Wegenetzes einer Kolonie wird hauptsächlich bestimmt durch die Wegbarkeit des Geländes, die Größe und den biologischen Zustand des Volkes, das Klima und die Nahrungsverhältnisse. In der Regel führen die Straßen auf Bäume hinauf. Das Straßensystem ist dauernden Änderungen unterworfen.
11. Das Jagdgebiet einer *F. rufa*-Kolonie wird in groben Zügen durch die Größe des Straßensystems veranschaulicht. Innerhalb der von den Ameisen abgesuchten Fläche läßt sich ein Hauptjagdgebiet feststellen, das durch das Ende der Ameisenstraßen gekennzeichnet wird. Aber auch in diesem ist die Sammelintensität sehr verschieden. In der darüber hinaus reichenden Tätigkeitszone ist der Nutzen von *F. rufa* vorwiegend indirekt, indem die meisten Insekten auch dies Gebiet meiden. Die zum Teil beobachtete Bedeutungslosigkeit einiger Kolonien für die Schädlingsbekämpfung ist als Abnormität aufzufassen, die sich auch bei gesunder Biozönose feststellen läßt.
12. An langen Straßen finden sich öfters kleine Nebenbauten, die als Schutz des Wegenetzes zu betrachten sind, und für die ich den Namen „Kastelle" vorschlage. Die Kastelle sind gegenüber den Zweigkolonien dadurch gekennzeichnet, daß in ihnen nie Brut oder Geschlechtstiere vorhanden sind. Teilweise läßt sich das Herausentwickeln von Kolonien aus solchen Kastellen nachweisen.
13. Die rote Waldameise tritt im Beobachtungsgebiet vorwiegend in Form von Kolonieverbänden auf, die zehn und mehr Einzelnester enthalten können. Die 75 für den Forstschutz bedeutenden Ameisenkolonien beider Reviere bejagen unter normalen Verhältnissen einen Waldkomplex von durchschn. 37,5 ha Größe, d. h. rund den achten Teil des ganzen Nadelwaldes beider Förstereien. Die Beziehungen der verschiedenen Nester zueinander wechseln mit den Außenbedingungen.
14. Die Eifel bestand früher zum größten Teil aus Ödländereien und Laubwaldungen. Um 1820 wurde in größerem Maßstabe mit dem erstmaligen Anbau von Nadelholz begonnen. Die Siedlungen I, II und III sind sehr alt und haben seit Menschengedenken den heutigen Standort. Eine Identität der „Ameisenberg"-Siedlung und des Kolonieverbandes I ist nicht nachzuweisen. Eine ehemalige starke

Siedlung im Fischweihertälchen hat vermutlich dem Distrikt 52 diesen Namen gegeben. In der Försterei Mehren lagen noch mehrere Siedlungen, die heute verschwunden sind. — Die Geschichte der Siedlungen läßt sich in einzelnen Fällen viele Jahrzehnte zurückverfolgen. Die Kolonieverbände als Ganzes behalten unter normalen Umständen stets ihren Standort. Eine Wanderung im Großen läßt sich nicht nachweisen. Dagegen ist ein Aussterben und ein beträchtlicher Rückgang ehedem blühender Siedlungen, insbesondere durch forstliche Maßnahmen und gewaltsame Eingriffe festzustellen.

15. Im Interesse der Erhaltung der für die Gesundheit unserer Forsten so wichtigen Waldameisenkolonien ist unbedingt anzustreben, daß die Entnahme von Ameisenstreu, das Ameisenspiritusgewinnen und das Puppensammeln aufs strengste zu verbieten und unnachsichtlich zu ahnden ist. Weiterhin sind die mit den Waldpflegearbeiten Betrauten auf besondere Schonung der Ameisennester hinzuweisen. Endlich sollten auch die Forstbetriebsbeamten bei ihrem Ausbildungsgang auf den forstlichen Nutzen der roten Waldameise aufmerksam gemacht werden.

II. Literatur.

Bozler, E., Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnaugen der Insekten. Zeitschr. f. vergl. Physiologie. 3. Bd. 2. Heft. 1926.

Cusig, Nutzen der Waldameisen. Deutscher Forstwirt. Nr. 13. 1925.

Demoll, R. u. Scheuring, L., Die Bedeutung der Ozellen der Insekten. Zool. Jahrb. Abt. f. Zool. u. Physiol. 31. Bd.

Eckart, W., Leben und Klima (Bioklimatologie). Sammlung Göschen. 1912.

Eidmann, H., Zur Kenntnis der Biologie von *Cetonia floricola* Hbst. Zool. Anzeiger. 1925.

— — Die Ameisenfauna der Balearen. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökolog. der Tiere. 6. Bd. 4. Heft. 1926.

— — Die Koloniegründung der einheimischen Ameisen. Zeitschr. f. vergl. Physiologie. 3. Bd. 6. Heft. 1926.

— — Der Kiefernspanner in Bayern im Jahre 1925 mit besonderer Berücksichtigung des Parasitenproblems. Zeitschr. f. angew. Entomologie. 1926.

— — Die forstliche Bedeutung der roten Waldameise. Zeitschr. f. angew. Entomologie. 1926.

— — Weitere Beobachtungen über den Nutzen der roten Waldameise. Anzeig. f. Schädlingskunde. 5. Heft. 1927.

— — Ameisen und Blattläuse. Biolog. Zentralbl. 47. Bd. 9. Heft. 1927.

Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. 1. Bd. Berlin, Verlag von Paul Parey, 1914.

— — Die Ameise. 2. Auflage. Braunschweig 1917.

— — Über die künstliche Ameisenvermehrung. Deutscher Forstw. Nr. 107. 1924.

— — Eine Reise ins norddeutsche Eulengebiet. Forstw. Centralbl. 47. Bd. 1925.

Fabre, I. H., Un virus des Insectes. An. des sciences nat. 8. sér. zool. VI. Paris. 1898.

— — Bilder aus der Insektenwelt. Autor. Übersetzung aus Souvenirs entomologiques. Moeurs des Insectes, La vie des Insectes. Stuttgart (Kosmos-Verlag) 1908—1914.

Fielde, A. M., Observations on ants in their relation to temperature and to submergence. Biol. bull. VII, 3. 1904.

Forel, A, Die Ameise; in: Die Zukunft. 2. April 1898.
— — Die Nester der Ameisen. Zürich 1893.
Gruhl, Zur Frage der Nützlichkeit der Waldameisen. Deutscher Forstwirt. Nr. 96. 1925.
Herter, K., Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille *(Acheta domestica* L.) und der roten Waldameise *(Formica rufa* L.). Biol. Zentralbl 43. Bd. 1923.
— — Temperaturoptimum und relative Luftfeuchtigkeit bei *F. rufa* L. Zeitschr. f. vergl. Physiologie. 2. Bd. 3. Heft. 1925.
Hesse, R., Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Hesse-Doflein: Tierbau und Tierleben. 1. Bd. Leipzig 1910.
Holmgren, N., Ameisen *(F. exsecta* Nyl.) als Hügelbildner in Sümpfen. Zool. Jahrb., Abt. Systematik. 20. Bd. 1904.
Homann, H., Zum Problem der Ozellenfunktion der Insekten. Zeitschr. f. vergl. Physiologie. 1. Bd. 1924.
Huber, P., Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes. Paris et Genève 1810.
Janet, Ch., Observations sur les fourmis. Limoges 1904.
Mayer, B., Die rote Waldameise und ihre Bedeutung als Waldpolizist. Deutscher Förster (Steup u. Bernhardt). Nr. 36. Berlin 1926.
Polis, P., Erläuternder Text zur Temperaturkarte der Rheinprovinz (Baedecker). Essen 1905.
— — Erläuternder Text zur Niederschlagskarte der Rheinprovinz (Baedecker). Essen 1908.
Schönberg, „Ameise gegen Kieferneule". Deutscher Forstwirt. Nr. 112. 1924.
Schulz-Wirschkowitz und Schulz-Volpersdorf. Reden auf der Tagung des Schlesischen Forstvereins. Jahrb. des Schles. Forstvereins Breslau 1924.
Schulz-Wirschkowitz, Nochmals: Künstliche Vermehrung der Waldameise. Deutscher Forstwirt. Nr. 13. 1925.
Sernander, R., Den Skandinaviska Vegetationens Spridningsbiologie. Upsala 1903.
Steiner, A., Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise *(F. rufa* var. *rufo-pratensis* For.). Zeitschr. f. vergl. Physiologie. 2. Bd. 1. Heft. 1925.
Stumper, R., L'influence de la température sur l'activité des fourmis. C. R. de la Soc. de biol. Bd. 87. Heft 9. 1922.
— — Quantitative Ameisenbiologie. Biol. Zentralbl. Bd. 42. Heft 10 u. 11. 1922.
Trabert, W., Meteorologie, neu bearbeitet von A. Defant. Sammlung Göschen. 1921.
Wasmann, E., Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere. 2. Auflage. Freiburg i. B. 1900.
— — Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. Arch. trimestr. de l'inst. roy. Grand.-Ducal IV. 1909.
Werner, E., Die Ernährung der Larve von *Potosia cuprea* Fbr. *(Cetonia floricola* Hbst.) Zeitschr. f. Morphologie u. Ökologie der Tiere. 6. Bd. 1. Heft. 1926.
Wheeler, W. M., Ants. their structure, development and behaviour. New York 1910.

Die Beeinflussung von Eiröhrenzahl und -größe einiger Dipteren durch Hunger im Larvalstadium

mit einigen Beobachtungen über die Chaetotaxis der Hungertiere und über den Einfluß verschiedener physikalischer und chemischer Einwirkungen auf den Entwicklungsgang dieser Tiere

(Calliphora erythrocephala, Stegomyia fasciata und *Anopheles maculipennis).*

Von

Dr. **Kurt Weidling.**

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten, Hamburg.)

(Mit 5 Abbildungen.)

1. Drei Probleme.

Zahlreiche Untersuchungen liegen vor, die sich damit befassen, die Einwirkungen verschiedenster Art, chemischer und physikalischer Natur, auf den Entwicklungsgang und auf die Entwicklungsdauer oder auch auf die Ausbildung bestimmter Organe während des Larvalstadiums verschiedener Dipteren zu studieren, ein sehr naheliegendes Problem, dagegen von erheblichem theoretischen und nicht minder praktischem Interesse ist, wenigstens bei den Dipteren, nur wenig erörtert, nämlich die Frage: Welchen Einfluß hat der Hunger im larvalen Leben auf den Entwicklungsgang? und vor allem: Wirkt sich dieser Hunger im gleichen Sinne, wie es Loewenthal für die somatischen Gewebe gefunden hat, auch auf die Zahl der bei voll entwickelten Imagines angelegten Eiröhren aus? oder mit anderen Worten: ist bei solchen Imagines, die während des Larvalstadiums unter normalen Ernährungsbedingungen gehalten wurden, die Eiröhrenzahl nahezu die gleiche wie bei den Hungertieren oder aber ist sie — analog den Ergebnissen der Loewenthalschen Untersuchungen, der bei erwachsenen Tieren (Calliph. erythroc.) von verschiedener Leibesgröße keine verschiedenen Zellgrößen, sondern gleichgroße Zellen, aber in verschiedener Anzahl fand — größer als bei den Hungertieren, d. h. solchen, die während des ganzen Larvenlebens unter relativ ungünstigen Ernährungsbedingungen standen?

I. Über die Frage, inwieweit die Imagoerzeugung von einer zu großen Anzahl abgelegter Eier auf einem für einen normalen Entwicklungsgang der geschlüpften Larven nicht ausreichenden Brutplatz abhängig ist, hat Martini schon theoretische Erörterungen gegeben. Er ging dabei von der Voraussetzung aus, daß durch die Überbelegung eines Brutplatzes von einem bestimmten Zeitpunkt ab die Nahrung für eine normale Entwicklung nicht mehr ausreicht, somit die Larven einem gewissen Hungerzustand ausgesetzt sind und daher entsprechend längere Zeit brauchen, bis sie die Verpuppungsgröße erreicht haben. Bei diesen Erörterungen war jedoch absichtlich nicht berücksichtigt worden, daß die Larven unter solchen Bedingungen keineswegs die Größe normal ernährter Tiere unbedingt erreichen müssen, sondern daß die Hungertiere oft die Entwicklung vor Erreichung normaler Größe beendigten, wenn auch vielleicht in anderen Zeiträumen und hinsichtlich der sich aus den Hungertieren entwickelnden Imagines mit einem anderen Endresultat. Um daher eine bessere Grundlage für Erörterungen darüber zu bekommen, in welchen Beziehungen eine solche Überbelegung eines Brutplatzes zu der Stärke der Nachkommenschaft steht, ist von größter Wichtigkeit die Frage, ob die aus den Hungertieren sich entwickelnden kleineren Weibchen die gleiche Zahl Eier ablegen wie normal große, aber entsprechend kleinere, so daß ihre Nachkommenschaft ebenso zahlreich wie diejenige normal großer Weibchen wäre, oder aber, ob sie eine geringere Eizahl erzeugen, und wie groß die wirkliche Entwicklungsverzögerung ist.

Wie schon angedeutet, sind einige Beobachtungen, die sich mit diesem Problem befassen, von anderen Insektenordnungen bereits bekannt. So fand Standfuß, daß *Agliatau*-Falter, die unter Nahrungsmangel aufgezogen waren, nur sehr wenige Eier liefern, und ebenso konnte Titschack bei seinen Mottenkulturen den Nachweis erbringen, daß „bei verschlechterter Nahrungsqualität während der Raupenzeit die absolute Eianzahl und das relative, auf das Körpergewicht bezogene Gewicht der abgelegten Eier sinkt."

Mit den Ergebnissen dieser Versuche lassen sich sehr wohl die Resultate der Loewenthalschen „Untersuchungen an normalen und experimentell beeinflußten Dipteren" in Einklang bringen, aus denen sich auch für unsere Problemstellung eine theoretische Vermutung ableiten läßt.

Er fand nämlich, daß im Larvenleben die Zellzahl bei *Calliphora erythrocephala* ziemlich konstant ist, daß also verschieden große Maden verschieden große Zellen haben, daß dagegen bei den erwachsenen Tieren die Zellgröße konstant ist, und die Leibesgröße durch die Zellzahl bedingt wird. Danach müßte man erwarten, daß die Eiröhrenzahl der Körpergröße direkt proportional ist, nicht dagegen die Eigröße, sondern daß diese bei großen und kleinen Tieren nahezu die gleiche ist.

II. Noch einen anderen Vorwurf hofften wir durch Hungerversuche bei Dipteren, speziell bei *Anopheles maculipennis*, einer Lösung näher zu

bringen. Überaus umfangreich ist die Literatur über misanthrope und zoophile Anophelen. De Buck konnte gelegentlich neuerer Untersuchungen beobachten, daß vorwiegend die auf das Brackwassergebiet beschränkten kleinen *Anopheles maculipennis* als Überträger der Malaria in Frage kommen, während die im Süßwassergebiet aufgewachsenen großen Anophelen eine weniger wichtige Rolle in der Malariaübertragung spielen; er hält es mit noch anderen holländischen Forschern für sehr wahrscheinlich, daß die großen und kleinen Anophelen verschiedenen Rassen angehören; dem gegenüber lag der Einwand nahe, daß die kleineren Tiere nur durch äußere Verhältnisse modifizierte Exemplare wären, beispielsweise solche, die während des Larvenlebens quantitativ oder qualitativ unzureichend ernährt waren, oder solche, die infolge Wärmeeinwirkung eine geringere Leibesgröße erreicht hatten.

Wenn auch die niederländischen Autoren Martinis Beobachtungen bestätigen konnten, daß nämlich in der Wärme aufgewachsene Anophelen oft kleiner sind als kühler gezüchtete, sowie, daß die Ernährung eine gewisse Rolle spiele, so scheinen diese an Laboratoriumstieren beobachteten Wirkungen einerseits wenig geeignet, die im Freien auf einem relativ engen Gebiet beobachteten Unterschiede zu erklären, andererseits konnten die Autoren zeigen, daß unter gleichen Kulturbedingungen die Nachkommen der kleinen Anophelen durchschnittlich kleiner blieben als die der großen. Daraus schließen sie auf die Erblichkeit der Größe. Wenn nun zweifellos feststeht, daß unter der Einwirkung verschiedener Lebenseinflüsse im Larvalstadium große und kleine Imagines heranwachsen können, so müßte man für die besonderen von den niederländischen Autoren untersuchten *A. maculipennis*-Gruppen doch die Erblichkeit ihrer Größenverhältnisse gelten lassen, wenn man nicht Erscheinungen der sogenannten Nachwirkung bei ihnen vermutet. Bekanntlich erreichen z. B. von Zuckerrüben, die auf schlechtem Boden nur mäßig groß geworden sind, auch die Nachkommen im nächsten Jahre selbst auf gutem Boden durchschnittlich nicht die Größe solcher Rüben, deren Saat von Zuchtpflanzen auf bestem Boden gewonnen wurde. Läge dieses Phänomen der Nachwirkung auch bei den Anophelen vor, so müßten wir annehmen, daß auch aus den Nachkommen durch Hunger im Larvenzustand klein geratener Anophelen oder vielleicht ganz allgemein kleiner Imagines unter den Zweiflüglern auch im Versuch die nächste Generation noch nicht zur vollen Durchschnittsgröße der Art unter normalen Bedingungen zurückkehren würde. Um in der Frage der Anophelesrassen weiter zu kommen, müßte dieser Einwand von der Möglichkeit sogenannter Nachwirkung einer Prüfung unterzogen und gegebenenfalls widerlegt werden. In diesem Sinne war es zunächst wiederum interessant, festzustellen, ob die Eier von Hungertieren kleiner seien als die von normalen, und ferner, ob die aus den Eiern von Hungertieren unter ausreichenden Ernährungsbedingungen aufgezogenen Larven kleinere Imagines ergaben als die Eier normal großer Tiere unter den gleichen Bedingungen.

III. Endlich war es noch von Interesse zu sehen, ob auch in der Eidonomie infolge der durch Hunger bedingten Verkleinerung bemerkenswerte Abänderungen auftreten würden. Es schien dabei wertvoll, die Aufmerksamkeit auf die Chaetotaxis zu richten, der heute in der Systematik eine so große Bedeutung beigemessen wird, daß ein Auftreten einer Borste mehr oder weniger schon als recht belangvoll angesehen wird; hat doch Edwards gerade vor kurzem die großen Lutzia-Arten nicht als Untergattung bei Culex lassen zu sollen geglaubt, weil sie eine wesentlich größere Zahl unterer Mesepimeralborsten haben als alle anderen Culex. Das Gewicht dieses Unterschiedes besteht aber nur dann, wenn nicht schon die Größe selbst einen erheblichen Einfluß auf die Zahl dieser Borsten hat.

2. Material und Methoden.

Als Versuchsobjekte wurden folgende Dipteren gewählt: 1. *Calliphora erythrocephala*, 2. *Anopheles maculipennis*, und 3. *Stegomyia fasciata*.

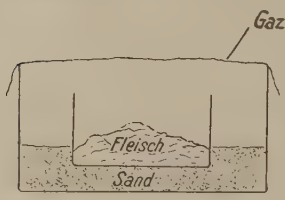


Abb. 1.

Von *Calliphora erythrocephala* lassen sich verhältnismäßig leicht Hungertiere erzielen; ferner läßt die Tatsache, daß auch in der Natur ziemlich häufig Zwergformen vorkommen, die Wahl von *Calliphora erythrocephala* als Versuchstier besonders gerechtfertigt erscheinen. Endlich ist nicht zu vergessen, daß diese Tiere auch in der Gefangenschaft sich leicht begatten und daher Nachzucht erlauben.

Die Züchtung der sogenannten Normaltiere d. h. solcher, die bei ausreichender Ernährung aufgezogen werden sollen, geschieht am zweckmäßigsten auf folgende Art: Ein durch Zucht erhaltenes Calliphora ♀ wird nach seiner Begattung in einem Käfig allein gehalten; darin legt es bei einer durchschnittlichen Temperatur von 21,5° C auf einem Stück Fleisch zwischen dem 20. und 24. Tage nach dem Schlüpfen seine Eier ab. Das ganze Gelege wird dann auf etwa 250 g Hackfleisch gebracht; die das Fleisch enthaltende Glasschale wird in eine zweite etwas größere gestellt, deren Boden mit Holzspäne oder Sand zur Verpuppung der Tiere bedeckt ist. Um ein Entfliehen der verpuppungsreifen Larven zu verhindern und um auch zu vermeiden, daß frei umherfliegende durch den Geruch des faulenden Hackfleisches offenbar besonders stark angezogene Schmeißfliegenweibchen ihre Eier auf das Fleisch ablegen, empfiehlt es sich, die größere der beiden Glasschalen mit feiner Gaze fest zu überziehen (s. Abb. 1).

Hungertiere wurden dadurch erzielt, daß etwa die Hälfte der Larven vom vierten bis siebenten Tage nach der 1. Häutung ab entweder am besten gänzlich ohne Nahrung gehalten wurden oder nur während weniger Stunden am Tage ausreichend ernährt wurde.

Zur Orientierung sei der Verlauf eines Hungerversuches mit *Calliphora erythrocephala* wiedergegeben. Eiablage am 3. Juli: sämtliche Tiere haben am 4. Juli die 1. Häutung durchgemacht, bis zum 7. Juli, also 9 Tage lang wurden alle Larven unter gleichen, durchaus genügenden Ernährungsbedingungen gehalten. Während der eine Teil der Larven auch weiterhin bis zur Verpuppung reichlich ernährt wird (N-Tiere), wird der andere Teil der Larven vom 4. Tage nach der 1. Häutung ab gänzlich ohne Nahrung gehalten (H-Tiere). Dabei ist bei der auch unter gleichen Bedingungen oft sehr verschieden schnellen Entwicklung zu beachten, daß etwaige größere Larven unter den dem Hunger ausgesetzten Tieren entfernt werden, da diese, wie auch schon Bogdanow beobachtete, die kleineren, in der Entwicklung zurückgebliebenen Tiere auffressen.

Der weitere Entwicklungsgang gestaltet sich bei einer Temperatur, die zwischen 21 und 22° C schwankt, folgendermaßen:

N-Tiere	H-Tiere
Beginn der Verpuppung 13. Juli.	Beginn der Verpuppung 16. Juli.
Alle 18 Larven sind am 14. Juli verpuppt.	Alle 15 Larven sind am 22. Juli verpuppt.
18 Imagines sind in der Zeit vom 25. Juli bis 28. Juli geschlüpft.	15 Imagines sind in der Zeit vom 26. Juli bis 2. August geschlüpft.

Als weitere Versuchsobjekte dienten uns *Anopheles maculipennis* und *Stegomyia fasciata*. Letztere sollte vor allem für die Versuche verwandt werden, die sich mit *Anopheles maculipennis* nicht durchführen ließen, nämlich für die Studien an der folgenden Generation. Bekanntlich läßt sich *Anopheles maculipennis* nur im großen Käfig zur Begattung und Eiablage bringen, aber der Versuch, sie einzeln zu begatten, ist bisher immer gescheitert; bei Stegomyia geht jedoch eine Einzelbegattung verhältnismäßig leicht vonstatten. Von Stegomyia wurden dadurch Hungertiere erzielt, daß ein Teil der soeben geschlüpften jungen Larven von ein und demselben Gelege in klarem Leitungswasser aufgezogen wurden; allerdings dauert dann die Entwicklung dieser Tiere bedeutend länger — 4 bis 8 Wochen! — als die derjenigen Tiere, die in einer durchlüfteten „fetten" Heu-Infusion, also unter günstigen Ernährungsbedingungen gehalten wurden.

Die Aufzucht möglichst kleiner Anophelen wurde dadurch erreicht, daß sie vom ersten Larvenstadium ab nur jeden zweiten Tag mit Piscidin gefüttert wurden, während den entsprechenden Kontrolltieren dreimal täglich genügende Mengen Futters zur Verfügung gestellt wurden. Auch bei dieser Culicidengattung wurde eine längere Entwicklungsdauer der H-Tiere gegenüber der N-Tiere immer wieder beobachtet.

In allen Versuchen wurden natürlich nur solche Tiere miteinander verglichen, die ein und demselben Gelege entstammten. Die Imagines wurden sofort nach dem Verlassen der Puppenhülle abgetötet, ihre Hinterleiber in toto in Paraffin eingebettet und davon 10 μ dicke Serienschnitte

angefertigt; auf diese Weise wird ein Verlust von Eiröhren, wie er wohl selbst bei der sorgfältigsten Präparation kaum zu umgehen ist, völlig vermieden. Durch Vergleich der einzelnen mit dem Abbéschen Apparat gezeichneten Schnitte kann dann die Eiröhrenzahl festgestellt werden. Als Kriterium für die Größe der Imagines aller drei Dipterenvertreter wurde die Thoraxlänge festgelegt, gemessen von der vorderen Scutumkonvexität bis zur hintersten Stelle des Scutellum (vgl. Martini).

3. Versuche mit Calliphora erythrocephala.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen Loewenthals, der fand, daß „die Larvenperiode bei den Hungertieren um ein Viertel bis ein Drittel derjenigen Zeit abgekürzt werden kann, die gut ernährte, gleichaltrige, bei derselben Temperatur gehaltene Larven bis zur Verpuppung brauchen," konnten wir ebenso wie Titschack bei seinen Mottenkulturen feststellen, daß die Entwicklung der Hungertiere langsamer vonstatten geht als die der normal ernährten Tiere. Zu beachten ist, daß in unseren Hungerversuchen die H-Tiere nach der 1. Häutung erst 3—4 Tage normal ernährt wurden, und ihnen erst dann, wenn sie eine Körperlänge von 4 mm erreicht hatten, die Nahrung gänzlich oder intermittierend entzogen wurde. Vielleicht ist dieses Vorgehen in der Erzielung von Hungerkuren für den Widerspruch verantwortlich zu machen, in dem die Ergebnisse unserer Versuche zu denen Loewenthals stehen.

Aus Abb. 2, die die Verteilung der an den einzelnen Tagen geschlüpften H- und N-Imagines ein und desselben Geleges wiedergibt, geht diese Tatsache, daß die Entwicklung der N-Tiere früher beendet ist als die der H-Tiere, einwandfrei hervor; ferner ist aus der Kurve ersichtlich, daß sowohl bei den N- als auch bei den H-Tieren zunächst die Männchen, zum mindesten in größerer Anzahl die Puppenhülle verlassen, während das Maximum der schlüpfenden Weibchen erst auf den zweiten oder dritten Tag fällt. Diese beiden Tatsachen, daß in den Hungerversuchen die Gesamtentwicklung der N-Tiere schneller vonstatten geht als die der H-Tiere, und zweitens, daß in ein und demselben Gelege sowohl in den Hungerkulturen als auch unter den normal ernährten Tieren stets die Männchen die Entwicklung als die ersten beenden, konnte noch in fünf anderen derartigen Hungerversuchen mit *Calliphora erythrocephala* festgestellt werden.

Gleichzeitig wurde beobachtet, daß der Prozentsatz der abgestorbenen Puppen bei den H-Tieren größer ist als bei den N-Tieren, und daß von den H-Tieren eine ganze Anzahl die Puppenhülle wohl noch zu sprengen vermögen, sich ihrer aber nicht völlig entledigen können, eine Tatsache, die bei den N-Tieren viel seltener und, wenn überhaupt, dann nur bei niederen Temperaturen (8—10° C) festgestellt wurde; wie denn Kälteeinwirkung überhaupt nicht nur, wie es weiter unten durch Versuche belegt

werden wird, einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung hat, sondern die Tiere auch zu schädigen scheint, denn diese der Kälte ausgesetzten, sonst bei genügender Ernährung gehaltenen Larven vermochten sich ebenso wie die H-Tiere häufig nach dem Schlüpfen nicht richtig zu „entfalten", so daß sie bald sehr wahrscheinlich infolge Schwäche zugrunde gingen.

Zur Veranschaulichung der Größenunterschiede zwischen H- und N-Tieren mag Tabelle 1 dienen, die die Thoraxlängen in Millimeter wiedergibt.

Tabelle 1.

Thoraxlängen der soeben geschlüpften großen und kleinen Imagines von *Calliphora erythrocephala* (N- und H-Tiere) in Millimeter ausgedrückt.

Thoraxlänge der H-♀	2,7	2,4	2,7	3,0	3,3	3,0	3,1	
Thoraxlänge der N-♀	5,1	5,0	4,5	4,8	4,8	4,7	5,0	5,3
Thoraxlänge der H-♂	3,0	3,0	2,8	3,0	3,3	3,3	3,6	
Thoraxlänge der N-♂	4,8	4,8	4,5	5,0	5,5	4,8	4,9	4,8

Die aus Tabelle 1 errechneten arithmetischen Mittel der Thoraxlänge ergeben folgende Werte: für die kleinen Calliphoramännchen 3,1 und für die kleineren Calliphoraweibchen 2,9 mm, dagegen für die großen Calliphoramännchen und -weibchen 4,9 mm.

Hinsichtlich des Verhältnisses von Leibesgröße zu Eiröhrenzahl konnte durch Auszählungen von Ovarien großer und kleiner Calliphoraweibchen die aus der Arbeit von Loewenthal abgeleitete theoretische Vermutung, daß nämlich die Zahl der Eiröhren der Leibesgröße entsprechend verschieden sein würde, erwiesen werden, wie aus Tabelle 2 eindeutig hervorgeht.

Tabelle 2.

Eiröhrenzahlen in den Ovarien großer und kleiner Calliphoraweibchen.

Thoraxlänge	Eiröhrenzahl im linken Ovar	Eiröhrenzahl im rechten Ovar	in beiden Ovarien zusammen	
H 2,7 mm	48	36	84	Von dem gleichen Gelege.
N 5,3 mm	123	117	240	
H 2,4 mm	34	40	74	Von dem gleichen Gelege.
N 4,8 mm	105	126	231	
H 3,3 mm	40	56	96	Von dem gleichen Gelege.
N 5,2 mm	127	118	245	
H 3,3 mm	53	59	114	
H 3,1 mm	45	51	96	Von dem gleichen Gelege.
N 5,1 mm	134	122	256	

Die aus den in Tabelle 2 wiedergegebenen Eizahlen berechnete mittlere Abweichung beträgt für die Eiröhren der kleinen Weibchen 8,2 und für die der großen 25,4.

Obiges Resultat der Versuche über die Beziehungen, in denen Leibesgröße und Eiröhrenzahl zueinander stehen, wurde durch folgenden Ver-

such noch weiterhin gefestigt, bezw. bestätigt: Von einem Gelege, dessen mittlere Eilänge bekannt ist, werden N- und H-Tiere aufgezogen; von diesen beiden Gruppen (H- und N-Tiere) werden wiederum einige Tiere zur Eiablage gebracht, und von diesen Gelegen der H- und N-Tiere wird Eizahl und -größe bestimmt. Das Ergebnis eines solchen Versuches sei hier wiedergegeben:

Thoraxlänge eines Muttertieres 4,7 mm
Eiablage am 3. Juli.
Mittlere Eilänge 1,38 mm.

Mittlere Thoraxlänge der N-Tiere: 4,88 mm. Ein Tier legt 21 Tage nach dem Schlüpfen 136 Eier von 1,39 mm Durchschnittslänge.

Mittlere Thoraxlänge der H-Tiere: 2,88 mm. Ein H-Tier legt 20 Tage nach dem Schlüpfen 71 Eier von 1,37 mm Durchschnittslänge.

Die Eier beider Gelege, sowohl des H- als auch des N-Tieres gaben unter günstigen Ernährungsbedingungen während des Larvenstadiums gleich gut entwickelte große, kräftige Imagines. Die gleiche Beobachtung, daß die Nachkommen eines kleinen H-Tieres, wenn sie nur ausreichend ernährt werden, zu großen kräftigen Imagines heranwachsen, konnten wir auch bei *Stegomyia fasciata* machen. Leider ist ein derartiger Versuch mit *Anopheles maculipennis* als Versuchsobjekt unmöglich, da es uns nicht gelungen ist, bei *Anopheles maculipennis* eine Einzelbegattung zu erzielen.

Die Temperaturversuche, die mit Calliphoralarven angesetzt wurden, zeitigten das zu erwartende Ergebnis, daß nämlich innerhalb bestimmter Grenzen niedere Temperaturen die Entwicklung hemmen, höhere dagegen sie beschleunigen. Diese Tatsache wird durch Abb. 3 gut veranschaulicht.

Der 21. Juli ist der Tag der ersten Häutung sowohl der „Wärme"- als auch der „Kälte"tiere. Während die Kurve, die die Länge der Larven in Millimetern wiedergibt, bei den Wärmetieren steil aufsteigt, ist der Anstieg der Kurve, die die Größe der bei 7—8° C gehaltenen Larven anzeigt, ein ganz allmählicher. Nach 6 Tagen bereits haben die einer Temperatur von 18—20° C ausgesetzten Tiere das Stadium der sogenannten Ruhelarven erreicht und nach weiteren 8 Tagen, am 4. August, haben sich schon alle 20 Larven, die zu diesem Versuche verwandt wurden, verpuppt. Dagegen ist die Verpuppung aller 20 der Kälte ausgesetzten Tiere erst am 23. August, also fast 3 Wochen später, beendet. Sehr evident ist der Temperatureinfluß auf das Puppenstadium, während aus den bei 18—20° C gehaltenen Puppen nach durchschnittlich 10 (8—12) Tagen die voll entwickelten Tiere schlüpfen, ist die völlige Entwicklung aller 20 den niederen Temperaturen unterworfenen Puppen erst nach weiteren 52—56 Tagen

beendet. Dieser Versuch, der mehrfach wiederholt wurde und immer wieder zu dem gleichen Ergebnis führte, macht es sehr wahrscheinlich, daß Calliphora auch als Puppe zu überwintern vermag.

Höhere Wärmegrade sind den Calliphoralarven unzuträglich, schon 30° C vermögen sie nicht länger als 12 Stunden zu ertragen. Temperaturen von 26—28° C können sie einige Tage aushalten; bereits zwei Tage nach der ersten Häutung — gegenüber 6 Tagen bei 18—20° C — haben die Tiere, wenn sie bei 26—28° C gehalten werden, die Größe der Ruhelarven erreicht, sie sind äußerst lebhaft, bleiben dann jedoch unter der Einwirkung der genannten Temperaturen auf diesem Entwicklungsstadium stehen und gehen endlich zugrunde.

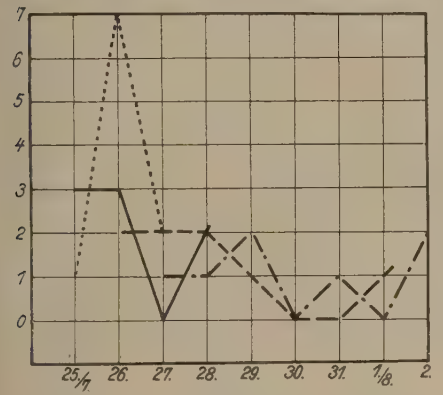


Abb. 2.
Verteilung der an den einzelnen Tagen geschlüpften Imagines (*Calliphora erythrocephala*).
Abscisse: Tage. Ordinate: Zahl der geschlüpften Imagines.
——— N ♂, ····· N ♀.
– – – H ♂, —.—.— H ♀.

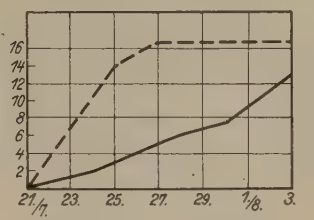


Abb. 3.
Temperatureinfluß auf das Wachstum der Larven von *Calliphora erythrocephala*.
Abscisse: Tage. Ordinate: Durchschnittliche Länge der Larven in mm.
——— Längenwachstum bei 7—8° C.
– – – Längenwachstum bei 18—20° C.

Eine intensive Lichtwirkung, die durch eine starke Glühbirne und mit Hilfe von Spiegeln — dadurch wird eine Bestrahlung von allen Seiten ermöglicht — erreicht wurde, hemmt den Entwicklungsgang in dem Sinne, daß sich die Larven, die dem Licht ausgesetzt sind, in allen Versuchen später verpuppten als die vor Licht geschützten Tiere; in der Größe unterschieden sich die Puppen beider Versuchsreihen nicht wesentlich voneinander, wenn überhaupt, so schwankt die Größe doch nur innerhalb der Grenzen des Normalen, d. h. innerhalb der Größenunterschiede, die auch bei Puppen, die als Larven dem gleichen Gelege entstammend unter ganz gleichen Bedingungen aufgezogen wurden, beobachtet worden sind. Von Larven, deren erste Häutung auf den 21. Juni fällt, verpuppten sich die dem Licht ausgesetzten Tiere am 7. Juli, dagegen die im Dunkeln gehaltenen bereits am 2. Juli; ganz entsprechend schlüpften die „Dunkelimaginis", die sich übrigens in nichts, auch nicht in der Zeitdauer bis zur Beendigung einer vollständigen Chitinpigmentation, von den „Lichttieren" unterschieden, schon am 12. Juli, während die „Lichtimagines" die Puppenhülle erst am 19. Juli verließen.

Bogdanow behauptet, daß alle nur möglichen chemischen und physikalischen Einflüsse auf die Calliphoralarven dasselbe Endresultat zeitigen: entweder sterben die Larven oder sie geben normale Calliphorafliegen. Zu dem gleichen Ergebnis führten alle Versuche, die einen Einfluß von Wirbeltierhormonen auf die Entwicklung von Calliphoralarven aufdecken sollten; entweder starben die Larven, wenn dem Fleisch Thyreoïdea- oder Thymusextrakt zugefügt war, oder die Versuchstiere zeigten den gleichen Entwicklungsgang wie die Kontrolltiere. Trotz weitgehender Variation der Versuchsanordnung (Änderung der Dosen von Thymus- und Thyreoïdeaextrakt, Hungernlassen der Tiere vor dem eigentlichen Versuch, tägliches Auswechseln des mit Drüsenextrakt präparierten Fleisches) konnte weder eine Hemmung noch eine Förderung der Entwicklung festgestellt werden. Wir möchten uns auch der Meinung Romeis' und v. Dobkiewiezs, die eine hemmende Wirkung von Thyreoïdea auf die Entwicklung der Calliphoralarven bewiesen zu haben glauben, nicht ohne weiteres anschließen; denn, abgesehen von geringen Schwankungen in der Leibesgröße während des Larvenstadiums, verpuppten sich die mit Schilddrüsengewebe gefütterten Calliphoralarven in den Versuchen der genannten Forscher zur gleichen Zeit wie die Kontrolltiere, und auch in der Puppenlänge, sowie in Größe und Aussehen der entwickelten Imagines unterschieden Thyreoïdea- und Kontrolltiere sich nicht voneinander.

4. Versuche mit Stegomyia fasciata.

Die Methodik zur Erzielung der Hungerformen von *Stegomyia fasciata* ist auf Seite 73 angegeben. Auch bei diesen Versuchen konnte eine enorme Verlängerung des Larvenstadiums der in klarem Leitungswasser, d. i. unter sehr ungünstigen Ernährungsverhältnissen gehaltenen Tiere beobachtet werden, in noch weit höherem Maße als bei den Hungerkulturen der *Calliphora*. In Abb. 4, die die durch Hunger bedingte Hemmung in der Entwicklung von *Stegomyia fasciata* gut zu illustrieren vermag, gibt die ausgezogene Linie die Wachstumskurve der N-Tiere, die unterbrochene Linie dagegen diejenige der H-Tiere wieder.

Wird das ganze Gelege eines Stegomyienweibchens bei reichlicher Ernährung aufgezogen, so kann man dabei die Beobachtung machen, daß die Zahl der aus den Larven sich entwickelnden Männchen größer ist als die der Weibchen; und zwar beträgt das aus fünf solchen Versuchen berechnete arithmetische Mittel für die einem Gelege entstammende Männchenzahl 63, dagegen für die dazugehörige Weibchenzahl nur 32. Noch weit auffälliger ist diese ungleiche Verteilung von Männchen und Weibchen, wenn sie im Larvenstadium dem Hunger ausgesetzt waren. Aus Stegomyienlarven, die mehreren Gelegen entstammten und bei ungenügender Ernährung aufgezogen wurden bei einer Temperatur von 25—27° C, entwickelten sich nur 45 Weibchen, dagegen 234 Männchen.

Auch bei *Stegomyia* schlüpfen, genau so wie wir es schon in den Versuchen mit *Calliphora* beobachteten, aus ein und demselben Gelege zuerst die Männchen und dann die Weibchen, wie Abb. 5 zeigt, aus der auch die oben klargelegte Tatsache hervorgeht, daß nämlich die Zahl der aus einem Gelege zur Entwicklung kommenden Männchen größer ist als die der Weibchen.

Ich kann bei dieser Gelegenheit einen von Martini schon 1917 ausgeführten aber nicht veröffentlichten Versuch mit Thymus- und Thyreoïdeafütterung beschreiben, der noch nicht veröffentlicht ist, der allerdings auch nicht *Aëdes (Stegomyia) fasciata* betraf, sondern den einheimischen *Aëdes ornatus*.

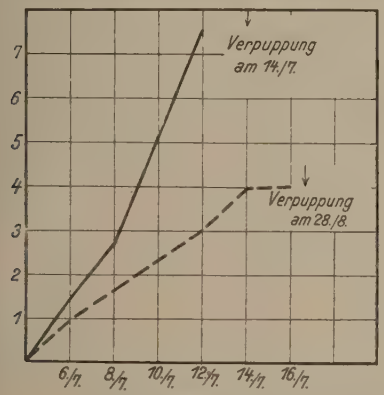


Abb. 4. Einfluß des Hungers auf die Entwicklungsschnelligkeit von *Stegomyia fasciata*. Abscisse: Tage, an denen die Larven gemessen wurden. Ordinate: Länge der Larven in mm. ——— N-Tiere. — — — H-Tiere.

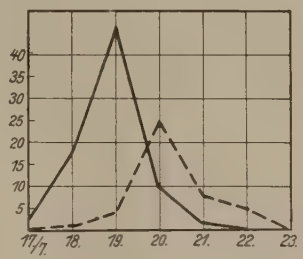


Abb. 5. Abscisse: Tage. Ordinate: Zahl der geschlüpften Imagines. *(Stegomyia fasciata.)* ——— Männchen. — — — Weibchen.

Die Aëdesarten befressen wie die Kaulquappen im Wasser liegende Gegenstände. Mit Merckschen Thyreoïdea- und Thymustabletten wurden, berichtet Martini, nebeneinander Froschlarven und Aëdeslarven gefüttert. Während die Einwirkung der Thyreoïdea auf die Kaulquappen sehr kräftig war, sowohl was die Entwicklung, wie was das Benehmen betraf, so daß bei stärkerer Dosierung die jüngeren Quappen bald zugrunde gingen, und auch die verzögernde Wirkung der Thymuskontrollen gegenüber leidlich deutlich war, zeigten die Ornatuslarven weder bei der einen noch bei der anderen Organfütterung im Benehmen Besonderheiten, hielten miteinander in der Entwicklung durchaus Schritt und gaben normal große, normal gestaltete und gefärbte Tiere. Es ließ sich also keine Spur einer Einwirkung weder von dem einen noch von dem anderen Präparat nachweisen.

Um die Stegomyienweibchen zum Saugen an Säugetieren zu bringen, ist eine stattgehabte Begattung nicht unbedingt erforderlich, dagegen ist die Temperatur nicht ohne Einfluß, wie folgender, mehrfach wiederholter Versuch, der immer wieder das gleiche Resultat ergab, zeigt: Von 20 soeben geschlüpften Weibchen, die vom Moment des Verlassens der Puppenhülle

isoliert gehalten wurden, sogen 18, und von ebenso vielen Weibchen, in deren Käfig 40 Männchen mit gefangen gehalten wurden, sogen 19 Tiere; um den Temperatureinfluß auf den Saugakt nachzuweisen, wurde von 40 Stegomyienweibchen mit ebenso vielen Männchen die eine Hälfte bei 18° C, die andere bei 27° C gehalten. Von der ersteren, einer Temperatur von 18° C ausgesetzten Gruppe sogen 16 Weibchen, von der anderen bei 18° C dagegen nur 4. (Bei 26–27° C legten die Weibchen ihre Eier nach 4–6 Tagen ab.)

Wie nach den Calliphoraversuchen zu erwarten war, hat auch bei *Stegomyia fasciata* eine im Larvenleben unzureichende Ernährung eine Verringerung der Eiröhrenanzahl zur Folge.

Tabelle 3.

Eiröhrenzahlen in den Ovarien großer und kleiner Stegomyienweibchen.

Thoraxlänge	Eiröhrenzahl im linken Ovar	Eiröhrenzahl im rechten Ovar	
1,5 mm	56	58	
1,0 „	34	32	dem gleichen Gelege entstammend
1,5 „	60	56	
1,1 „	42	39	
1,5 „	72	69	
0,9 „	41	49	„ „ „ „
1,4 „	70	62	
1,0 „	36	34	„ „ „ „
1,5 „	105	116	
1,15 „	77	82	„ „ „ „

Der Eidurchmesser der H-Tiere beträgt im Durchschnitt 0,022 mm, derjenige der N-Tiere 0,024 mm; während also der Unterschied in der Eiröhrenanzahl ein recht beträchtlicher ist, fällt der Größenunterschied der Eier von großen und kleinen Stegomyien überhaupt nicht ins Gewicht. Dieses Ergebnis der Eiröhrenzählungen und -messungen in Schnittserien wurde ergänzt durch Versuche, in denen große und kleine Stegomyienweibchen einzeln zur Eiablage gebracht wurden; Zahl und Größe der abgelegten Eier mußten dann entsprechend den obigen Ergebnissen in dem Sinne befunden werden, daß die Größe der von N- und H-Stegomyien abgelegten Eier nicht wesentlich voneinander verschieden ist, dagegen die Eianzahl von H- und N-Tieren erheblichen Schwankungen unterworfen ist (s. Tab. 4).

Tabelle 4.

Größe und Zahl der von großen und kleinen Stegomyienweibchen abgelegten Eier.

Thoraxlänge . .	1,42	0,68	1,45	0,79	1,87	1,05	1,1	1,5	1,0	mm
Gesogen am . .	15./8.	15./8.	15./8.	15./8.	16./8.	16./8.	4./9.	4./9.	10./9.	
Eiablage am . .	20./8.	22./8	22./8.	19./8.	22./8.	22./8.	10./9.	9./9.	17./9.	
Mittlere Eigröße.	0,64	0,59	0,6	0,57	0,63	0,55	0,58	0,6	0,57	mm
Eizahl	54	28	60	39	50	28	31	71	40	

Die Unterschiede der Eier von normalen und Hungertieren auf das Volumen berechnet ergeben 5,088 : 4,0.

Daß die durch Nahrungsmangel im larvalen Leben erwirkte Kleinheit der voll entwickelten Imagines auch bei Stegomyia nicht als sogenannte Nachwirkung aufzufassen ist, geht mit ziemlicher Sicherheit daraus hervor, daß die Nachkommen kleiner Hunger-Stegomyienweibchen zu großen kräftigen Imagines heranwachsen, sofern sie nur im Larvalleben unter günstigen Lebensbedingungen gehalten werden. Allerdings nur zwei Versuchsreihen von je fünf Tieren, die von 2 Hungertieren mit einer Thoraxlänge von 1,0 und 1,1 mm abstammen, vermögen die Tatsache zu belegen; diese beiden Gruppen von je 5 Nachkommen kleiner Stegomyienweibchen wurden getrennt in einer durchlüfteten Heuinfusion aufgezogen; und zwar betrug dann die mittlere Thoraxlänge der einen Versuchsgruppe, von einem Muttertier mit 1,0 mm Thoraxlänge abstammend, 1,4 mm und die der zweiten 1,45 mm, während die größte bei unseren Laboratoriumstieren beobachtete Thoraxlänge auch nur 1,5 mm beträgt.

5. Versuche mit Anopheles maculipennis.

Die Versuchsordnung zur Züchtung möglichst großer und kleiner Anophelen ist bereits auf Seite 73 erörtert. Besonders hervorzuheben ist noch, daß die Anophelenlarven in einem Aquarium mit reichlich Wasserpflanzen und Durchlüftung bei dreimal täglicher, reichlicher Fütterung am besten gedeihen; offenbar wird durch die Sauerstoffdurchlüftung die Bildung einer oberflächlichen Bakterienschaft, wie sie sich im Falle einer an sich sehr leicht möglichen und schwer kontrollierbaren Überdosierung des Piscidins so häufig bildet, gerade bei einer dreimaligen Fütterung am Tage, verhindert. Es gehen jedenfalls bei einer derartigen Versuchsanordnung überhaupt keine Tiere zugrunde, und die sich aus derart gezüchteten Larven entwickelnden Imagines erreichen eine Thoraxlänge, die einer solchen von in der Freiheit während des Frühjahrs geschlüpften *Anopheles maculipennis* entspricht.

Die gleichen Beobachtungen, die wir schon in der Züchtung großer und kleiner Imagines bei *Calliphora erythorcephala* und *Stegomyia fasciata* zu machen Gelegenheit hatten, ließen sich auch in unseren Anophelenzuchten feststellen: Entwicklungshemmung bei unzureichender Ernährung, schnellere Entwicklung der Männchen und hohe Mortalität der H-Tiere; sie beträgt aus 5 Hungerversuchen berechnet für die H-Tiere 74%, für die N-Tiere aber nur 6%.

Die mittlere Thoraxlänge beträgt für N-Anophelesmännchen 1,44 und für die N-Anophelesweibchen 1,87 mm, dagegen für H-Anophelesweibchen nur 1,31 und für H-Anophelesmännchen sogar nur 1,1 mm.

Tabelle 5 enthält die Resultate der Eiröhrenauszählungen in den Ovarien großer und kleiner Anophelen; sie bestätigt völlig die Ver-

mutung einer Reduktion der Eizahl durch ungenügende Ernährung während des Larvenlebens.

Tabelle 6.

Eiröhrenzahlen in den Ovarien großer und kleiner Anophelen.

Thoraxlänge	Zahl der Eiröhren		in beiden Ovarien	
	linken Ovar	rechten Ovar		
H 1.4	49	58	107	dem Gelege Nr. 1 entstammend
N 1,8	145	153	298	
H 1,5	78	67	145	dem Gelege Nr. 2 entstammend
N 1,92	241	215	456	
H 1,5	62	59	121	dem Gelege Nr. 3 entstammend
N 1,88	183	174	257	
N 1,9	189	204	393	
H 1.4	67	76	143	dem Gelege Nr. 4 entstammend
N 1,9	264	252	516	
H 1,5	95	101	196	

In mehreren Versuchsreihen wurde die entwicklungsfördernde Wirkung höherer und die entwicklungshemmende Wirkung niederer Temperaturen auch für Anopheles bestätigt gefunden; in folgendem ist ein derartiger Versuch wiedergegeben:

Je 20 Larven werden unmittelbar nach der ersten Häutung bei folgenden Temperaturen gehalten.

	9—10° C	21—23° C	28—29° C
Nach 6 Tagen beträgt die durchschnittliche Länge der N-Tiere	1,9 mm	2,5 mm	5,3 mm
und die der H-Tiere	1.8 mm	2,1 mm	3,0 mm
Nach weiteren 5 Tagen beträgt die durchschnittliche Länge der N-Tiere	2,1 mm	7,1 mm	Die Entwicklung ist bereits beendet; 20 ziemlich große kräftige Imagines. Thoraxlänge 1,9 mm
und die der H-Tiere	alle Tiere sind zugrunde gegangen	3,6 mm	4.5 mm

Leider gelang es nicht, da die Einzelbegattung eines Anophelesweibchens auf erhebliche Schwierigkeiten stößt, für *Anopheles maculipennis* den Nachweis zu erbringen, daß die an Zahl geringen Nachkommen eines kleinen Weibchens unter günstigen Ernährungsbedingungen zu großen, kräftigen Imagines heranwachsen können. Es liegt jedoch kein Grund vor, anzunehmen, daß hierin Anopheles sich von den beiden anderen Versuchsobjekten unterscheiden soll, um so weniger, als *Anopheles maculipennis* sonst in den Einwirkungen des Nahrungsmangels im Larvenstadium mit Calliphora und Stegomyia gut übereinstimmt.

Tabelle 7. Pleural-f und Skutellarborsten von H- und N-Calliphora.

Thoraxlänge in mm	3,3	3,2	4,0	3,6	3,8	4,0	3,9	3,8	3,6	5,2	4,9	5,0	4,8	5,1	5,1	6.3	4.95	5.2
sternopleural	3	3	3	3	2	3	4	3	2	4	4	4	3	4	4	4	3	4
mesopleural	8	7	7	8	7	9	7	7	7	9	10	9	7	11	9	10	11	9
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
hypopleural	—	7	5	8	6	7	5	5	6	6	9	6	8	9	8	9	8	7
scutellar	11	10	10	11	10	11	10	10	10	12	13	12	11	12	13	12	13	13

Tabelle 8a. Pleuralborsten von N-Stegomyia.

Thoraxlänge in mm	1,47	1,37	1,32	1,32	1,3	1,21	1,1	1,32	1,24	1,32	1,32	1,24	1,32	1,10	1,21	1,30	1,32	1,31
praealar	11	9	10	8	9	9	7	10	8	10	9	10	8	8	—	9	11	10
postspiracular	4	2	2	3	4	2	2	3	4	2	4	3	3	2	3	4	5	3
sternopleural	6	5	4	4	4	6	5	5	4	4	5	4	5	5	6	4	—	6
pronotal	11	9	9	9	10	11	8	10	7	—		—	—	9	8	11	—	10
proepimeral	6	5	6	6	4	5	3	3	4	5	5	6	4	2	4	5	5	4
mesepimeral	9	5	8	7	6	4	6	9	6	6	4	6	8	5	—	—	5	8

Tabelle 8b. Plauralborsten von H-Stegomyia.

Thoraxlänge in mm	0,95	0,87	0,95	0,9	0,95	0,87	0,84	0,9	0,84	0,86	0,92	0,87	0,9	0,9	0,86	0,85
praealar	7	7	8	6	7	7	6	7	6	6	9	6	8	7	8	6
postspiracular	2	2	2	1	2	2	1	3	2	2	1	2	1	1	1	2
sternopleural	5	3	5	3	4	3	3	4	3	3	4	3	4	4	4	3
pronotal	5	5	7	7	6	6	7	6	6	5	7	5	6	7	5	6
proepimeral	4	3	4	3	3	4	4	3	3	3	4	2	3	2	3	3
mesepimeral	1	2	3	3	3	3	3	2	2	2	3	3	2	3	3	3

Tabelle 9a (N-Tiere). Pleuralborsten bei Anopheles maculipennis.

Thoraxlänge in mm	2,0	2,0	2,0	1,97	2,0	2,13	1,9	1,9	2,03	2,0	2,0	1,92	2,0	2.0	1,9	1,94	1,9	18,4	1,95	1,87	1,9	1,97	1,95
spiracular	7	7	4	7	—	8	9	4?	5?	8–	5–	7	8–	4–	6$_5$	4–	9–	5$_7$	7	11	6	9	6
praealar	8	12	10	22	19	15?	13	12	13	11–	11–	15	11–	14–	14$_{12}$	10–	12–	—	10	10	11	11	—
sternopleural	12	22	—	16?	—	24	24?	25?	14	—–	16–	—	15–	15–	15$_{16}$	18?–	20	–	16	17	26	–18	16
mesepimeral	29	25	29	29	31	39	27	22	21	28?	22–	28	38–	26–	23	28–	24–	23$_{22}$	25	29	22	–28	22

Tabelle 9b. (H-Tiere.)

Thoraxlänge in mm	1,42	1,45	1,26	1,3	1,3	1,32	1,48	1,42	1,37	1,53	1,42	1,32	1,32	1,44	1,37	1,47	1,42	1,47	1,26	1,53	1,37	1,32	1,32
spiracular	4	5	3$_4$	6	3$_3$	3	2	8	3	3	3	5$_5$	3$_5$	4$_4$	2$_3$	4$_4$	5$_1$	4$_4$	4$_3$	5	4	3	2
praealar	8	7	6–	8	6	7	8	3	7	9	7	5–	6$_5$	8–	8$_6$?	9–	9$_9$	7$_5$	8–	11	10	7	4
sternopleural	—	17?	—–	—–	—–	14	13	9	9	15?	9	11–	9$_{10}$	12$_{12}$	14$_{11}$	12–	14$_{10}$	8$_9$	10	15	16	15	12
mesepimeral	14	11	10–	14	16	14	15	16	13	20	11	19$_{15}$	14$_{15}$	20–	13$_{14}$	18–	11$_{12}$	12$_{12}$	10–	15	15	17	11

6. Verhalten der Chaetotaxis bei Hungertieren.

Besondere Beobachtung wurde bei unseren Untersuchungen noch der Chätotaxis der Imagines aller drei Versuchstiere geschenkt, vor allem den leicht auszählbaren Pleuralborsten. Analog der Reduktion der Eiröhrenzahl bei Tieren, die infolge ungenügender Ernährung im Larvalstadium an Leibesgröße hinter den Kontrolltieren weit zurückgeblieben waren, konnte bei den kleinen H-Imagines aller drei Versuchsobjekte auch eine Verminderung der Pleuralborsten gegenüber den großen N-Imagines konstatiert werden (s. Tab. 7—9).

In einigen Versuchen wurden kleine Stegomyienweibchen, deren Pleuralborstenzahlen den in Tabelle 8 b angegebenen Zahlen entsprachen, zur Eiablage gebracht, und die den Eiern entschlüpften Larven reichlich ernährt, so daß sie große, kräftige Imagines ergaben. Eine Auszählung der Pleuralborsten dieser zweiten Generation führte dann zu dem Ergebnis, daß entsprechend der Leibesgröße auch die Zahl der Pleuralborsten wieder zugenommen hatte und jetzt mit den in Tabelle 8 a angeführten Zahlen übereinstimmte. Wir haben also damit den Beweis erbracht, daß lediglich durch unzureichende Ernährung im Larvenstadium nicht nur eine geringere Leibesgröße, sondern auch gewisse organische Modifikationen gegenüber den Kontrolltieren erzielt werden können, die jedoch als reversibel angesehen werden müssen, da sie schwinden, sobald für die nächste oder eine der nächsten Generationen wieder günstige Existenzbedingungen geschaffen sind. Wenn diese Ergebnisse sich an einem größeren Material bestätigen, müssen wir uns der Meinung der niederländischen Autoren (s. o.) anschließen, daß ihre großen und kleinen *Anopheles maculipennis* genotypisch verschieden sind.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Martini für die Anregung und Leitung der Arbeit aufrichtig zu danken.

Zusammenfassung.

1. Hunger verlängert die Entwicklungsdauer der untersuchten Dipteren wesentlich. Diese Praemisse von Martinis Erörterung, daß ein überbelegter Brutplatz auch absolut einen geringeren Ertrag geben wird als ein mäßig belegter, ist also richtig.

2. Die Hungertiere erreichen aber nicht die Größe normaler, haben weniger Eiröhren und legen weniger Eier als normale, sind also weniger fruchtbar.

3. Die kleinen Hungertiere legen bei Calliphora ebenso große, bei Stegomiya wenig kleinere Eier als normale. Die bei guter Ernährung aus diesen Eiern gewonnenen Imagines wichen aber bei beiden Arten nicht von Normaltieren ab. Konnten parallele Versuche mit *Anopheles maculipennis* infolge technischer Schwierigkeiten auch nicht durchgeführt werden, so spricht dies Ergebnis doch schon für die Meinung der Nieder-

ländischen Forscher, daß ihre großen und kleinen Anopheles, denen sie bezüglich der Malariaverteilung im Lande großen Erklärungswert beimessen, und die die Größenunterschiede auch in der nächsten Generation beibehielten, wirklich genotypisch verschieden, also richtige Rassen sind.

4. Die Größe der Individuen, hier durch Ernährung bestimmt, hat einen Einfluß auf die Borstenzahl der Mücken und Fliegen. Es ist daher Vorsicht geboten, wenn man diese in der Systematik neben der Körpergröße als wichtiges Merkmal verwenden will.

5. Die Männchen schlüpfen durchschnittlich etwas vor den Weibchen.

6. Hungerkulturen gaben oft eine viel größere Anzahl Männchen als Weibchen, bei der großen Sterblichkeit läßt sich das vielleicht durch eine größere Sterblichkeit der Weibchen bei Hunger erklären.

7. Starkes Licht hemmt die Entwicklung von Calliphora.

8. Nach dem bisher bekannten scheinen Thymus und Thyreoidea auf Mücken und Fliegen keine Hormonwirkung zu haben.

Literatur (unvollständig).

Amelung, Über mittlere Zellgrößen. Flora. Bd. 77.

Bogdanow, Über die Abhängigkeit des Wachstums der Fliegenlarven von Bakterien und Fermenten. Arch. f. Anat. u. Phys. Abt. Phys. Suppl. Bd.

Chambers, Einfluß der Eigröße und Temperatur auf das Wachstum und die Größe des Frosches und seiner Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72.

Romeis und v. Dobkiewicz, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung von Wirbeltierhormonen auf Wirbellose. Arch. f. Entw. Mechan. Bd. 47.

Lowne, The Anatomy, physiologie, morphologie and development of the Blow-fly. London. 2 vol.

De Buck, E. Schonte et N. H. Swellengrebel, Recherches sur l'Anophelisme sans paludiome aux environs d'Amsterdam.

De Buck, Dissertation, genauer Titel unbekannt.

Martini, Kritische Bemerkungen zur Theorie der „misomthropen" oder „zoophilen" Anophelen. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene. Bd. 26.

— — Über jugoslavische Anophelen mit besonderer Berücksichtigung der Frage der misanthropen Rassen. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene. Bd. 28.

Titschack, Beiträge zu einer Monographie der Kleidermotte. Zeitschr. f. techn. Biologie. Bd. 10. H. 1/2.

— — Untersuchungen über den Temperatureinfluß auf die Kleidermotte. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 124. H. 2.

— — Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung, I. Carantins morosus. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 123. H. 3.

— — Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. II. Tineola biselliela. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 128. H. 3.

Martini, Über die Beeinflussung der Kiemenlänge von Aedeslarven durch das Wasser.

Loewenthal, Cytologische Untersuchungen an normalen und experimentell beeinflußten Dipteren. Arch. f. Zellforschung. Bd. 17. H. 1,

V. Nath, The Development of the Poary of Culex. I. Proc. Asiat. Bengal.

v. Thiel, Maxillenzahl und Flügellänge bei Anopheles maculipennis. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene. Bd. 30. Nr. 1.

Martini, Gedanken und Rechnungen über Vermehrung und Verbreitung der Lebewesen Arch. f. Hydrobiologie. Bd. XIV. 1923. S. 726.

Über Teeschädlinge in Niederländisch-Indien und ihre Bekämpfung.

IV.

Zur weiteren Kenntnis des Capsidenparasiten *Euphorus helopeltidis* Ferrière.[1])

Von

Dr. **R. Menzel**, Buitenzorg (Java).

(Mit 3 Abbildungen.)

Nachdem festgestellt worden war, daß auf verschiedenen Teeplantagen nicht selten über 50 % der untersuchten *Helopeltis*-Larven durch die Braconide *Euphorus helopeltidis* Ferr. parasitiert waren, wurde versucht, ein annähernd richtiges Bild vom zahlenmäßigen Auftreten dieses Parasiten während längerer Zeit zu erhalten. Zu diesem Zwecke wurden seit Dezember 1926 (kurz nach meiner Rückkehr vom europäischen Urlaub) regelmäßig alle 8 bis 14 Tage *Helopeltis*-Larven von zwei in der Nähe Buitenzorgs liegenden Teeplantagen untersucht und zwar rund 1000 Exemplare jeden Monat, die sich gleichmäßig auf die beiden Plantagen verteilten. Die lebend eingelieferten *Helopeltis*-Larven, die ohne Rücksicht auf Alter und Infektion durch den Parasiten von Eingeborenenkindern unter Aufsicht in den betreffenden Teegärten gefangen wurden, kamen in der Teeversuchsstation zur näheren Untersuchung. Jedes Exemplar wurde geöffnet und bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung beobachtet. Auf diese Weise war es möglich, auch die ersten Embryonalstadien des Parasiten in den kleinsten *Helopeltis*-Larven festzustellen. Das erste Larvenstadium war durch die Anwesenheit der weißen Kügelchen, in welche der Fettkörper von *Helopeltis* bei Parasitierung zerfällt, sofort in die Augen fallend (Menzel, l. c. S. 351), auch ohne Lupe oder Mikroskop. Die Larven wurden aber trotzdem unter dem Mikroskop untersucht, um eine etwaige Infektion durch den Hyperparasiten, *Stictopisthus javensis* Ferr., festzustellen, dessen Ei, Embryo oder Larve ohne Mühe in der durchsichtigen jungen *Euphorus* Larve sichtbar sind (l. c. Abb. 16—18). Zum selben Zweck wurden auch die älteren,

[1]) Vgl. R. Menzel, diese Zeitschrift Bd. XII, Heft 2, S. 340—356.

weißen, undurchscheinenden *Euphorus*-Larven geöffnet, wobei dann, oft nicht ohne längeres Suchen, die etwa anwesende *Stictopisthus*-Larve zwischen den Spinndrüsen ihres Wirtes sich durch ihre Bewegungen bemerkbar machte.

Auf diese Weise ergab sich zugleich auch ein ungefähres Bild vom Auftreten des Hyperparasiten.

Aus den beigegebenen Kurven ist die Infektion von *Helopeltis* durch *Euphorus* von Dezember 1926 bis Juli 1927 auf beiden Plantagen ersichtlich.

Die monatliche Durchschnittsinfektion wäre demnach rund 30 %. Dies gilt jedoch für die ganze Plantage, während die Infektion in den verschiedenen Abteilungen der Plantagen sehr variiert, handelt es sich

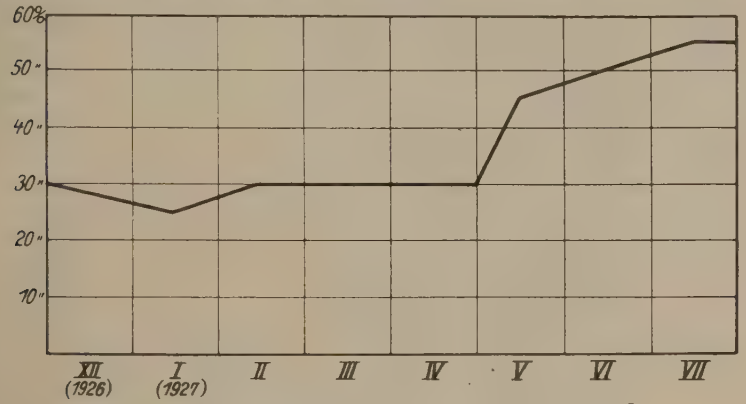


Abb. 1. Prozentuales Auftreten von *Euphorus helopeltidis* auf Plantage I. (Rund 4000 untersuchte *Helopeltis*-Larven.)

doch bei jeder der beiden Pflanzungen um Areale von mehr als 600 Hektar und wechselnder Meereshöhe (rund 500—1500 m). So gab es Abteilungen mit einem Monatsmittel von 80 %, andere mit nur 5 % zu gewissen Zeiten des Jahres, während in 5 von den 17 Komplexen, aus welchen das *Helopeltis*-Material bezogen wurde, während einiger Monate überhaupt keine parasitierten Exemplare gefunden werden konnten.

Wie aus den Kurven hervorgeht, nahm auf der Plantage I der Prozentsatz infizierter *Helopeltis*-Larven zu, auf der andern ab. Die Untersuchungen bis Dezember 1927 ergaben, daß die Kurve auf Plantage I von August bis November wieder auf 30 % fällt, während sie auf Plantage II im Oktober auf 35 % und im Dezember bis auf 45 % steigt. Das maximale Auftreten des Parasiten fiele also auf Plantage I in die Monate Juni—August, auf Plantage II in die Zeit von November bis Januar. Dieser Unterschied hängt wahrscheinlich mit den lokalen Verhältnissen zusammen und kann vielleicht im weiteren Verlauf der Untersuchungen noch befriedigend erklärt werden.

Daß der Parasit auf den verschiedenen Abteilungen und während der verschiedenen Zeiten des Jahres bald stärker, bald schwächer auftritt, kann jedenfalls mit dem Klima in Zusammenhang gebracht werden, ferner spielt das Schneiden der Teesträucher eine gewisse Rolle; denn in Komplexen, die geschnitten sind, fehlen sowohl für Wirt wie Parasit während einiger Monate die nötigen Lebensbedingungen. Ob das Zurückschneiden der Schattenbäume (*Albizzia* usw.), wodurch der für *Euphorus* im allgemeinen günstige Schatten zeitweise vermindert wird, von einigem Einfluß auf das Imaginalstadium von *Euphorus* ist, mag nach den bisherigen Beobachtungen füglich angenommen werden. Schließlich kann es vorkommen, daß *Helopeltis* aus verschiedenen Gründen, u. a. durch

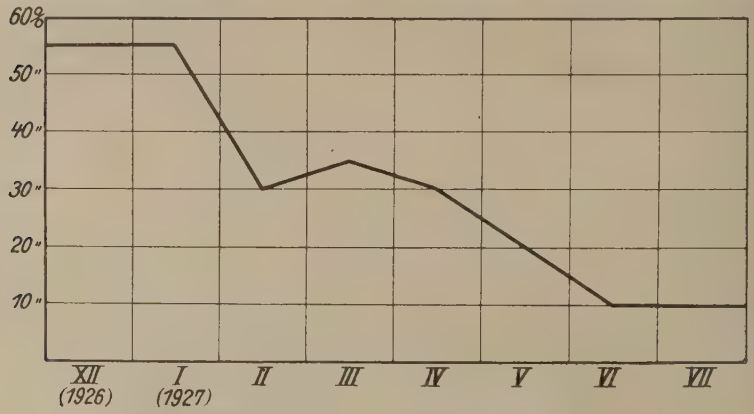


Abb. 2. Prozentuales Auftreten von *Euphorus helopeltidis* auf Plantage II. (Rund 4000 untersuchte *Helopeltis*-Larven.)

die Tätigkeit des Parasiten, in einer Abteilung verschwindet; dann bieten sich da auch für *Euphorus* keine Lebensmöglichkeiten mehr, und etwa anwesende Imagines könnten höchstens nach angrenzenden Gärten, wo *Helopeltis* noch vorkommt, überfliegen. Bemerkenswert ist noch, daß der Parasit in Gärten, wo *Helopeltis* abnimmt, besonders zahlreich auftritt.

In diesem Zusammenhange ist die Frage nach der Anwesenheit anderer möglicher Wirte von *Euphorus* von einigem Interesse. Wie bereits nachgewiesen wurde (l. c. S. 343), kommt als weiterer Wirt die Capside *Pachypeltis vittiscutis* Bergroth auf Sumatra in Betracht. Neuerdings nun konnten auch auf Java mit *Euphorus*-Larven infizierte *Pachipeltis*-Larven, die auf *Cinchona* lebten, beobachtet werden. Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei auch um *Euphorus helopeltidis*, der auf derselben Plantage ebenfalls in *Helopeltis* auf Tee vorkommt.

Daß auch in Afrika ein *Euphorus*, nämlich *E. nigricarpus* Szepl. als *Helopeltis*-Parasit auftritt, wurde früher schon erwähnt (l. c. S. 356); seither wurde von dort eine weitere Art, *Euphorus sahlbergellae* Wilkinson,

als Parasit der auf der Goldküste für Kakao schädlichen Capside *Sahlbergellae singularis* Hagl. beschrieben,[1]) die ihrerseits wiederum von einer Ophionine, *Mesochorus melanothorax* Wilkinson parasitiert wird, ein ähnlicher Fall also wie auf Java mit *Stictopisthus javensis*.[2]) *Euphorus*-Arten scheinen demnach in den Tropen speziell Capsidenparasiten zu sein (Wirte: *Helopeltis antonii*, *theivora*, *bergrothi*, *sanguineus*, *Pachypeltis vittiscutis*, *Sahlbergella singularis*).

Was nun das Auftreten des Hyperparasiten *Stictopisthus javensis* betrifft, so waren von den rund 2000 untersuchten *Euphorus*-Larven auf Plantage I 4 %, auf Plantage II 10 % parasitiert. Der Hyperparasit scheint also vorläufig noch nicht von großer praktischer Bedeutung zu

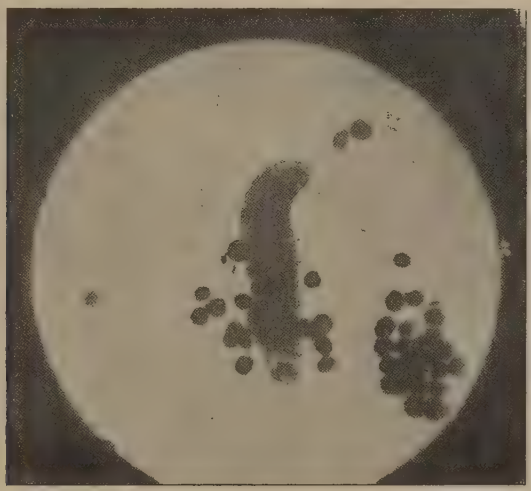


Abb. 3. Larve von *Euphorus helopeltidis* und Fettkügelchen. Die Larve befindet sich im Übergangsstadium, der Kopf entbehrt der sichelförmigen Mandibeln, während der Schwanzanhang noch vorhanden ist.

sein. Er wurde bis jetzt auf 8 Teeplantagen in West-Java festgestellt; auf Sumatra, wo wie gesagt *Euphorus* ebenfalls in *Helopeltis* und *Pachypeltis* parasitiert, konnte *Stictopisthus* noch nicht nachgewiesen werden, auch kein anderer Hyperparasit.

Nach dieser vorläufigen Resultaten, zu denen sich noch ähnliche Beobachtungen von anderen Plantagen gesellen, zu urteilen, kann *Euphorus helopeltidis* entschieden eine praktische Bedeutung nicht abgesprochen werden.[3]) Denn wenn zu gewissen Zeiten in einem Teegarten 60—80 %

[1]) D. S. Wilkinson, On two new parasites from West Africa bred from the Cacao Barksapper *(Sahlbergella)*. Bull. Entom. Research, Vol. XVII, Pt. 3, 1927.

[2]) R. Menzel, *Euphorus* als *Helopeltis*-Parasit in Afrika. De Thee, 7e Jaarg., Dec. 1926, Nr. 4, S. 150—153.

[3]) R. Menzel, Over de praktische beteekenis van *Euphorus helopeltidis*. De Bergcultures, 2e Jaarg., 19. Nov. 1927, S. 610. Batavia.

der *Helopeltis*-Larven parasitiert sind und also auch zugrunde gehen, so ist das ein Resultat, welches man auch von einer erfolgreichen technischen Bekämpfung erwartet.[1])

* * *

Über die Lebensweise von *Euphorus helopeltidis* wurden seit der letzten Mitteilung noch weitere ergänzende Beobachtungen gemacht. So konnte u. a. das Männchen festgestellt werden; es unterscheidet sich vom Weibchen äußerlich durch die dunkler gefärbten Beine und Fühler (rotbraun beim ♂, gelb beim ♀) und scheint seltener aufzutreten als das Weibchen.

Die Nahrung der jungen Larven besteht, wie deutlich nachgewiesen werden konnte, aus den Fettkügelchen, in welche der Fettkörper der *Helopeltis*-Larve schon bei der Anwesenheit des *Euphorus*-Embryos zu zerfallen beginnt. Bis 15 solcher, höchstens 0,08 mm großen Kügelchen konnten im Darm einer etwa 1 mm langen Larve gezählt werden.

Die Mandibeln dienen also offenbar nicht in erster Linie zur aktiven Nahrungsaufnahme, sondern zum Festhalten und eventuellen Anstechen der Wirtsorgane (z. B. Darm). Dies stimmt mit den Beobachtungen Balduf s an den Larven von *Dinocampus coccinellae*, ebenfalls einer Euphorine, überein.[2])

In einigen seltenen Fällen wurden gleichzeitig 2 Larven des 1. Stadiums in einer *Helopeltis* gefunden, wobei das eine Exemplar größer und lebendiger war als das andere; zudem wurde dann beabachtet, wie das kräftigere Exemplar das kleinere, schwächere mit den Mandibeln angriff und offenbar aussog. Eine solche Art von Kannibalismus wird auch von Balduf erwähnt.

Im Darm älterer Larven von *Euphorus* (2. Stadium) konnten nie Fettkügelchen beobachtet werden; übrigens sind in diesem Stadium die Zerfallsprodukte des Fettkörpers von *Helopeltis* viel größer und nicht kugelig, sondern eckig und von verschiedener Form. Die erwähnten, höchstens 0,08 großen Fettkügelchen wurden nur bei Anwesenheit *junger Euphorus*-Larven (1. Stadium) konstatiert. Die älteren Larven des 2. Stadiums ernähren sich offenbar vom Darminhalt ihres Wirtes; denn ihr Darm ist meist mit derselben bräunlichen oder grünlichen, feinkörnigen Masse gefüllt, wie sie sich auch im Wirtsdarm findet.

Buitenzorg, Dezember 1927.

---

[1]) F. Stellwaag, Methoden der biologischen Bekämpfung schädlicher Insekten im Pflanzenschutz. Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden, Liefg. 207. Berlin und Wien 1926.

[2]) W. V. Balduf, The Bionomics of *Dinocampus coccinellae* Schrank. Ann. Ent. Soc. Amer. XiX, Nr. 4, Dec. 1926, S. 465—498,

Experimentelles über den Schwärmtrieb und das periodische Auftreten verschiedener Aktivitätsformen beim Maikäfer *(Melolontha melolontha* L.).

Von

Karl Meunier.

(Arbeit aus dem Zoologischen Institut der Forstlichen Hochschule Hann. Münden.)

(Mit 19 Abbildungen und graphischen Darstellungen und 5 Tabellen.)

Inhalt.

		Seite
1.	Überblick über die bis zu Beginn der Untersuchung bekannten Tatsachen	91
2.	Schwärmzeit und Sonnenuntergang	93
3.	Schwärmzeit und Lichtintensität	96
4.	Die experimentelle Prüfung	98
5.	Die Markierung der Schwärmzeit im Aktographen	104
6.	Versuche mit dauernder Dunkelhaltung	107
7.	Versuche mit künstlicher Dämmerung	109
8.	Ist die beobachtete Erscheinung bei Scarabaeiden und Lucaniden allgemein verbreitet?	112
9.	Die aktographische Analyse biologisch verschiedener Maikäferkategorien	113
10.	Die Erdkäfer	115
11.	Die Waldflieger	118
12.	Die Fraßkäfer	121
13.	Die Feldflieger	124
14.	Die sekundären Erdkäfer	126
15.	Gesamtdarstellung der Theorie über das periodische Auftreten verschiedener Aktivitätsformen und ihre Auslösung	127
16.	Vergleich mit den Aktivitätsphasen anderer Tiere	128
17.	Die Ursachen der Aktivitätsäußerungen	129
18.	Über die Aktivitätsmenge	130
19.	Zusammenfassung der Ergebnisse	137

1. Überblick über die bis zu Beginn der Untersuchung bekannten Tatsachen.

Es ist schon seit längerer Zeit bekannt, daß der Maikäfer bei seinem abendlichen Schwärmen bestimmte Örtlichkeiten bevorzugt, die Puster Schwärmbahnen genannt hat. Bei den während der letzten Jahre vom Zoologischen Institut der Forstlichen Hochschule Hann. Münden unternommenen Beobachtungen über die Biologie des Maikäfers ist auch auf die nähere Erforschung dieser Erscheinung besonderes Augenmerk gerichtet

worden, zumal die starke Zusammendrängung der Käfer auf den Schwärmbahnen es nicht unmöglich erscheinen läßt, diese für eine Bekämpfung des Schädlings auszunutzen.[1])

Die Umgebung von Münden hat, wie die Rhumblerschen Untersuchungen ergaben,[2]) zwei stärkere Käferstämme, einen, der zwei Jahre vor dem Schaltjahr und einen, der ein Jahr vor dem Schaltjahr fliegt. Wir hatten also in Münden, bei der hier gültigen vierjährigen Generation, Flugjahre 1922, 1923, 1926, 1927.

Über die Ergebnisse der Beobachtungen von 1922 und 1923 hat Rhumbler a. a. O. berichtet und dabei die Fragestellungen für die Erforschung der Schwärmbahnen herausgearbeitet. Es hatte sich gezeigt, daß die aus der Erde kommenden Käfer zum Fraß nach dem Walde und später legereife Weibchen wieder nach dem Felde zurückfliegen. Das Schwärmen war nicht nur örtlich, sondern in viel höherem Maße, als man vermuten konnte, auch zeitlich gebunden. Und zwar wurde die Schwärmzeit mit so erstaunlicher Pünktlichkeit eingehalten, daß ihr Beginn bei einigermaßen konstanter Witterung und stärkerem Käferflug fast auf die Minute genau vorausbestimmt werden konnte. Danach ergaben sich zwei Fragestellungen:

1. Wie werden die Käfer auf die Schwärmbahn geleitet? Die Frage nach ihrer räumlichen Orientierung.
2. Durch welche Momente wird der Zeitpunkt des Schwärmens bedingt? Die Frage nach der zeitlichen Orientierung.

Rhumbler hat damals zunächst beide Fragen durch eine einheitliche Erklärung zu beantworten versucht. Er hatte an den Hängen um Münden herum die für das Gebirge bekannte Beobachtung eines sich nach Sonnenuntergang erhebenden Bergwindes bestätigt gefunden. Nun konnte angenommen werden, daß dieser Wind einen Duftstrom vom Walde mit zu Tal brachte, der sowohl die Käfer örtlich leitete, indem sich Ströme stärkerer Verdichtung des Duftes bildeten, als auch die Zeitmarke für den Beginn des Schwärmens abgab. Allein der letzte Teil der Erklärung erschien schon damals wenig wahrscheinlich. Einmal erhob sich der Beobachtung nach der Bergwind nicht so präzise als das Einsetzen des Schwärmens. Zum andern verschob sich natürlich sein Erscheinen während der Dauer der Flugzeit[3]) mit dem Sonnenuntergang. Nach den bis dahin

[1]) Rhumbler, Maikäferflüge in Münden. Verhandl. d. Deutsch. Gesellschaft f. angew. Entomol. a. d. fünften Mitglvers. zu Hamburg, Sept. 1925, Berlin, Parey 1926. S. 30—40.

[2]) Rhumbler, Maikäferflugjahre in Münden und einiges über Maikäferflugjahre im allgemeinen. Forstarchiv 1926, S. 17—23 und 33—37.

[3]) Als Flugzeit bezeichne ich, wie in der Entomologie allgemein üblich, die Jahreszeit, in der die Imago auftritt, als Schwärmzeit dagegen die Stunde des abendlichen Schwärmens. Schwerdtfeger hat in seiner Arbeit: Untersuchungen über die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsorgans bei *Melolontha melolontha* L. während der Schwärmzeit, in: Zeitschr. f. angew. Entomol. 1927, diese Bezeichnungen nicht in diesem getrennten Sinne benutzt und versteht unter „Schwärmzeit" die Flugzeit.

vorliegenden, allerdings noch sehr lückenhaften und sich nur über eine kurze Zeitspanne erstreckenden Beobachtungen erschien es aber, als sei der Zeitpunkt des Schwärmbeginns durchaus konstant. Wenn das den Tatsachen entsprach, so war die Erklärung mit einem meteorologischen Moment als Auslösung außerordentlich schwierig. Rhumbler erwähnte die Möglichkeit, den täglichen, unabhängig vom Sonnenuntergang abends eintretenden schwachen Luftdruckanstieg als Erklärung heranzuziehen. Es war aber nicht zu verkennen, daß sich dem große Schwierigkeiten entgegenstellten. So mußte damals das Problem als ungelöst betrachtet und seine Lösung auf die zu erwartenden Flugjahre 1926 und 1927 verschoben werden.

An den Beobachtungen dieser Jahre nahm ich teil und widmete meine Aufmerksamkeit auf Anraten von Herrn Prof. Rhumbler besonders der Frage nach der zeitlichen Orientierung der schwärmenden Käfer.

2. Schwärmzeit und Sonnenuntergang.

Zunächst mußte entschieden werden, ob wirklich, wie bisher angenommen, der Beginn des Schwärmens während der ganzen Flugzeit, abgesehen von geringeren, zufälligen Schwankungen natürlich, konstant blieb, oder ob sich eine gesetzmäßige Verschiebung, parallel der Verschiebung des Sonnenuntergangs, nachweisen ließ. In der Tabelle I habe ich in der zweiten Spalte den Sonnenuntergang für Münden nach mitteleuropäischer Zeit, auf volle Minuten abgerundet, angegeben. Er wurde berechnet aus dem Stargarder Sonnenuntergang durch Addition der vierfachen Längendifferenz.[1]) Vernachlässigt wurde dabei der Breitenunterschied zwischen Münden und Stargard. Der hierdurch entstehende Fehler ist jedoch bedeutungslos, da er sehr klein ist. Außerdem kommt es weniger auf die absolute Differenz zwischen Sonnenuntergang und Schwärmbeginn an, als auf die relative an verschiedenen Tagen. Dann habe ich den Beginn und das Ende des Schwärmens und die Zahl der auf der Station Rhumbler (wo ich selbst mit beobachtete; wir hatten noch andere Beobachtungsstationen) schwärmenden Käfer für alle Beobachtungstage der Flugzeiten 1926 und 1927 angegeben. Der Zeitpunkt, an dem das Schwärmen endet, soll Auskunft über die Dauer der Schwärmzeit geben, ist aber für unsere Untersuchungen unwesentlich, denn die Schwärmdauer ist außerdem auch von der Zahl der schwärmenden Käfer abhängig. Immerhin läßt sich aus der Tabelle ersehen, daß von einer bestimmten

[1]) Münden liegt 5° 23' westlicher als Stargard. Nach Mündener mittlerer Ortszeit ist es demnach stets, da ein Längengrad 4 Zeitminuten ausmacht, etwas über 21 Minuten früher als nach mitteleuropäischer Zeit (dazu kommt noch die Zeitgleichung). Umgekehrt geht in Münden die Sonne nach MEZ 21 Minuten später unter als in Stargard (hierbei braucht die Zeitgleichung nicht berücksichtigt zu werden).

Tabelle I.

Die Beziehung der Schwärmzeit zu Sonnenuntergang und relativer Lichtstärke.

Käferzahlen und Schwärmzeit nach den Beobachtungen auf der Station Rhumbler. Weitere Erklärung im Text.

Datum	Sonnenuntergang MEZ	1926 Anflugszeit des ersten Käfers	1926 Anflugszeit des letzten Käfers	1926 Anzahl der Käfer	1927 Anflugszeit des ersten Käfers	1927 Anflugszeit des letzten Käfers	1927 Anzahl der Käfer	relat. Lichtstärke erster Käfer	relat. Lichtstärke letzter Käfer
April 25.	19^{34}	20^{00}	20^{30}	221	.	.	.	.	.
26.	19^{36}	.	.	.	.	.	.	.	.
27.	19^{38}	.	.	.	.	.	.	.	.
28.	19^{39}	20^{00}	20^{30}	23	.	.	.	.	.
29.	19^{41}	20^{06}	20^{30}	86	.	.	.	.	.
30.	19^{43}	20^{00}	20^{25}	167	.	.	.	.	.
Mai 1	19^{44}	20^{05}	20^{30}	31	.	.	.	.	.
2.	19^{46}	.	.	.	20^{30}		1	6	
3	19^{48}	20^{11}	20^{34}	7	20^{18}	20^{44}	61	9	1
4.	19^{50}	?	?	7	20^{15}	20^{44}	23	9	6
5.	19^{51}	?	?	7	20^{12}	20^{31}	45	11	7
6.	19^{53}	.	.	.	20^{21}	20^{41}	21	9	3
7.	19^{55}	.	.	.	20^{24}	20^{52}	7	9	3
8.	19^{56}	.	.	.	20^{30}	20^{42}	4	9	6
9.	19^{58}	.	.	.	20^{27}	20^{55}	4	10	1
10.	19^{59}	.	.	.	.	.	.	.	.
11.	20^{01}	20^{17}	20^{46}	28	.	.	.	.	.
12.	20^{03}	20^{20}	20^{55}	63	.	.	.	.	.
13.	20^{04}	20^{18}	20^{53}	17	.	.	.	.	.
14.	20^{06}	20^{30}	20^{52}	6	.	.	.	.	.
15.	20^{07}	.	.	.	.	.	.	.	.
16.	20^{09}	.	.	.	20^{50}	21^{00}	2	7	6
17.	20^{10}	.	.	.	.	.	.	.	.
18.	20^{12}	.	.	.	.	.	.	.	.
19.	20^{13}	20^{30}	?	22	.	.	.	.	.
20.	20^{15}	?	?	76	.	.	.	.	.
21.	20^{16}	20^{26}	21^{04}	75	.	.	.	.	.
22.	20^{18}	20^{35}	21^{13}	27	.	.	.	.	.
23.	20^{19}	20^{30}	20^{41}	4	.	.	.	.	.
24.	20^{21}	.	.	.	.	.	.	.	.
25.	20^{22}	20^{51}	20^{57}	3	.	.	.	.	.
26.	20^{23}	20^{44}	21^{15}	50	.	.	.	.	.
27.	20^{25}	20^{40}	21^{15}	55	.	.	.	.	.
28.	20^{26}	20^{37}	21^{15}	27	.	.	.	.	.
29.	20^{27}	20^{47}	21^{19}	26	.	.	.	.	.
30.	20^{29}	20^{47}	21^{30}	20	20^{05}	21^{28}	4	9	2
31.	20^{30}	20^{32}	21^{13}	21	21^{20}		1	4	
Juni 1.	20^{31}	20^{40}	21^{16}	17	20^{55}	21^{15}	3	knapp 10	8
2.	20^{33}	20^{44}	21^{27}	34	.	.	.	.	.
3.	20^{38}	20^{41}	21^{18}	21	21^{30}		1	3	
4.	20^{34}	20^{47}	21^{17}	8	.	.	.	.	.
5.	20^{35}	20^{50}	21^{22}	14	.	.	.	.	.
6.	20^{36}	.	.	.	.	.	.	.	.
7.	20^{37}	20^{36}	21^{27}	10	.	.	.	.	.
8.	20^{38}	20^{57}	21^{26}	19	.	.	.	.	
9.	20^{39}	20^{57}	21^{21}	10	.	.	.	.	.
10.	20^{40}	20^{58}	21^{18}	2	.	.	.	.	.
11.	20^{40}	21^{08}		1	.	.	.	.	.
12.	20^{41}	20^{55}	21^{35}	5	.	.	.	.	.

Käfermenge ab die Dauer des Schwärmens sich nicht mehr wesentlich verlängert. Alle hier zur Besprechung kommenden Beobachtungen beziehen sich auf eine dicht am Rhumblerschen Hause vorbeiführende Schwärmbahn (Rhumbler a. a. O.), auf der seit 1926 die Möglichkeit geschaffen war, nicht nur die schwärmenden Käfer zu zählen, sondern sie auch zu fangen,[1]) wobei von besonderer Wichtigkeit ist, daß die Gefangenenen nach ihrer Flugrichtung, ob wald- oder feldwärts, unterschieden wurden. Ist in der Tabelle für einen Tag keine Beobachtung angegeben, so bedeutet das, daß wegen zu niedriger Temperatur keine Käfer flogen.

Aus der Tabelle ist deutlich zu ersehen, daß der Beginn des Schwärmens sich parallel dem Sonnenuntergang verschiebt. Noch augen-

Abb. 1. Die Beziehung der Schwärmzeit zum Sonnenuntergang.
Auf der Abszisse sind die Daten, auf der Ordinate die Tageszeiten in MEZ aufgetragen.
——— Sonnenuntergang für Münden nach MEZ.
— — — Beginn der Schwärmzeit 1926.
····· Beginn der Schwärmzeit 1927. (Vgl. Tabelle I.)

fälliger wird diese Tatsache bei graphischer Darstellung (Abb. 1). Eine vollkommene Parallelkurve ist naturgemäß nicht zu erwarten, zumal auch die Zahl der schwärmenden Käfer von Einfluß ist. Denn, fliegen nur wenige Käfer, so müssen es nicht gerade solche sein, die dem Beobachtungsort besonders nahe aus der Erde kommen, oder besonders schnell reagieren. Die Schwankungen hängen von der zufälligen Anflugstrecke der gerade schwärmenden Käfer, von etwaigen Ruhepausen während des Fluges und dgl. ab, können aber auch durch Schwankungen des das Schwärmen veranlassenden Reizes hervorgerufen sein. Und dies scheint tatsächlich, wie ich später zeigen werde, der Fall zu sein. Jedenfalls würde schon eine Durchschnittskurve von 1926 und 1927 sich der Parallelen zur Sonnenuntergangskurve sehr nähern und ein Durchschnitt aus einer größeren Reihe von Jahren wahrscheinlich eine fast genaue Parallele ergeben.

[1]) Die Methode wird von anderer Seite beschrieben werden.

3. Schwärmzeit und Lichtintensität.

Welche Erklärungsmöglichkeiten bieten sich nun, nachdem eine gesetzmäßige mit der Bewegung des Sonnenuntergangs korrespondierende tägliche Verschiebung des Schwärmbeginns festgestellt ist? Der konstante tägliche Luftdruckanstieg scheidet aus. Auch wenn man eine Aktivität aus innerer Notwendigkeit annimmt — darüber wird im Abschnitt 17 etwas gesagt werden —, kommt man keinesfalls um die Heranziehung eines äußeren, auslösenden Faktors aus, denn weder die tägliche Verschiebung noch die große Pünktlichkeit können rein aus inneren Faktoren begriffen werden. Mir schienen zwei Momente einige Wahrscheinlichkeit zu besitzen:

1. der Bergwind,
2. die Dämmerung.

Der einsetzende Bergwind hat theoretisch manches für sich. Vor allem wäre durch ihn eine wirkliche Zeitmarke gegeben, ein bestimmter, plötzlich einsetzender Reiz. Das ist aber bei der Lichtintensität nicht der Fall, vielmehr macht die Vorstellung, der Käfer empfinde eine ganz bestimmte, bei dem raschen Dunkelwerden gerade zur Schwärmzeit nur kurze Zeit anhaltende, Lichtstärke als Reiz zum Auffliegen, doch wohl einige Schwierigkeiten. Gewiß kann zunehmende Dunkelheit als Reiz wirken, aber die ungemein verblüffende, wie Rhumbler a. a. O. sagt „fahrplanmäßige" Pünktlichkeit ist mit dem Dunkelwerden nicht a priori zu erklären. Wie dem auch sei — eine deutliche Beziehung zum Einsetzen des Bergwindes konnte nicht nachgewiesen werden. Es flogen Käfer ohne Wind, bei Gegenwind, vor oder lange nach merkbarem Aufkommen desselben. Es blieb nun noch übrig, die zweite angegebene Möglichkeit, die Dämmerung als Zeitmarke, einer Prüfung zu unterziehen. Hierbei war die erste Frage: Kommen die Käfer immer bei annähernd derselben Lichtintensität auf die Schwärmbahn? Wenn sich diese Frage bejahen ließ, so war eine Erklärung auch für die Unregelmäßigkeiten der Kurven in Abb. 1 gefunden. Es gab helle und dunkle Abende und der Schwärmbeginn war dann auch eine Funktion des Bewölkungsgrades. Für die Messung der Lichtintensität haben wir einen einfachen, für den vorliegenden Zweck mit genügender Genauigkeit arbeitenden Lichtmesser konstruiert (Abb. 2). Dieser besteht aus einer Reihe von 15 vierstelligen Zahlen, wovon die erste mit einer, die zweite mit zwei, die dritte mit drei dünnen durchsichtigen Celluloidplatten bedeckt ist usf. Beim fortschreitenden Dunkelwerden wird nun allmählich eine Zahl nach der anderen unleserlich; bei vollem Tageslicht konnte die fünfzehnte Zahl noch eben abgelesen werden, später nur mehr die vierzehnte, dreizehnte usw. Dementsprechend nannten wir die verschiedenen Grade der Lichtintensität Lichtstärke 14, Lichtstärke 13 usf. Für die fünfzehn Zahlen durfte natürlich nicht immer dieselbe Zahl benutzt werden, weil dadurch, daß der Ableser die abzulesende Zahl bereits vorher kannte, Selbsttäuschungen möglich

waren. Andererseits mußten aber doch möglichst dieselben Ziffern zur Verwendung kommen, denn die verschiedenen Ziffern lesen sich verschieden gut durch das Celluloid hindurch ab. Beides wurde erreicht dadurch, daß die fünfzehn Zahlen Kombinationen aus den ähnlichen Zifferbildern 2, 3, 5, 8 darstellten, also 3258, 5283 usw. Diese Kombinationen hafteten nicht leicht im Gedächtnis und waren auch gleich gut abzulesen. Zur Kontrolle der richtigen Ablesung wurden dieselben Kombinationen auf der Rückseite des Instrumentes ohne Verdunkelung abgedruckt. Beim Gebrauch stellte sich die Notwendigkeit heraus, daß die Ablesungen, um untereinander vergleichbar zu sein, stets von derselben Person vorgenommen werden mußten, da die Resultate individuell verschieden waren.

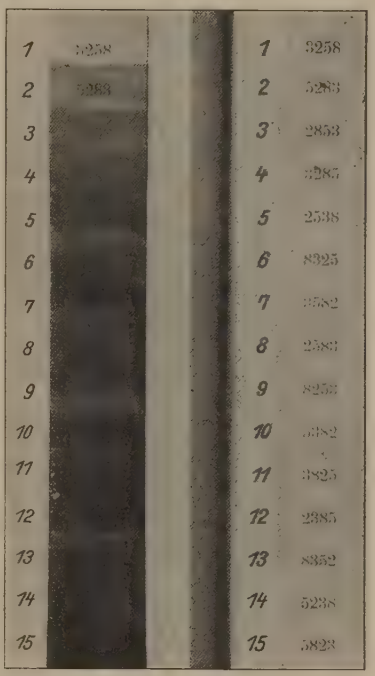


Abb. 2. Der zur Messung des Dämmerungsgrades verwendete Lichtmesser.
Links Vorderseite, rechts Rückseite. Es kommt auf der Photographie nicht zum Ausdruck, daß bei vollem Tageslicht sämtliche Zahlenkombinationen der Vorderseite bis 15 abgelesen werden können. 4/7 nat. Größe. Weitere Erklärung im Text.

In der Praxis spielte sich die Lichtmessung wie folgt ab: Der erste Maikäfer fliegt an und wird notiert. Ich glaube die neunte Zahl noch erkennen zu können: 8253. Nun sehe ich auf der Rückseite nach, richtig: Zahl 9 = 8253. Also Lichtstärke 9. In dieser Weise wurde nun, während der Flugzeit 1927 (1926 waren die Lichtmesser noch nicht im Gebrauch, da sie erst auf Grund der Ergebnisse der Schwärmbeginnkurve Abb. 1 für 1926 konstruiert wurden) an jedem Beobachtungstag beim Anflug des ersten und auch des vermutlich letzten Käfers die Lichtstärke gemessen. Die Ergebnisse dieser Messungen habe ich mit in die Tabelle 1 aufgenommen. Es sind nur die relativen Werte angegeben, da hier nur diese, nicht aber die absolute Lichtintensität, von Interesse sind (die absolute Lichtstärke könnte man durch Eichung der Lichtmesser gewinnen, etwa so, daß man Ablesungen in verschiedenen Entfernungen von einer Lichtquelle bekannter Kerzenstärke vornimmt). Leider war 1927 der Käferflug, größtenteils infolge schlechten Wetters, überhaupt schwach, so daß nicht viele Bestimmungen vorgelegt werden können. Aber auch die kleine Zahl läßt die Einheitlich-

keit erkennen. Der Käferflug beginnt ungefähr bei Lichtstärke 10—9[1] unter starkem Vorwiegen von Lichtstärke 9. Die oben gestellte Frage, ob die Käfer mit annähernd der gleichen Lichtintensität am Beobachtungsort eintreffen, kann also mit Sicherheit bejaht werden. Es sei dazu bemerkt, daß sich um die Zeit, zu der die Käfer fliegen, die Lichtintensität bereits außerordentlich rasch ändert (zu Beginn der Dämmerung verschwinden die Zahlen nur in großen Abständen, später immer schneller). Die Gleichförmigkeit der Messungen läßt daher wohl den Schluß, die Zeitmarke sei durch die Dämmerung gegeben, berechtigt erscheinen. Es kam nun nur noch darauf an, einen experimentellen Beweis für die sehr wahrscheinlich gemachte Annahme zu erbringen.

4. Die experimentelle Prüfung.

Schon gegen Ende der Flugzeit 1926 hatte ich auf Anregung von Herrn Prof. Rhumbler Versuche darüber angestellt, ob die Käfer auch in der Gefangenschaft die Schwärmzeit durch besondere Unruhe markieren. Die Versuche fielen verschieden aus. Manche taten es und andere taten es nicht. Immerhin gab die Tatsache, daß es überhaupt Käfer gab, die sich positiv verhielten, die Möglichkeit einer experimentellen Prüfung. Wie ich weiter unten zeigen werde, gelang es mir auch, durch Trennung der Käfer nach Herkunft und physiologischem Zustand, vollkommen aufzuklären, welche Käfer positiv und welche negativ reagierten und hierfür eine einheitliche Gesetzmäßigkeit zu finden. Doch sei hier zunächst von den Untersuchungen die Rede, die sich mit der Frage des Auslösungsfaktors des Schwärmens befaßten.

Für die im Zimmer reagierenden Käfer fiel das eine der oben herangezogenen Momente gänzlich aus: der Bergwind. Es verdichtete sich also weiter die Wahrscheinlichkeit, daß das Licht bezw. die Dämmerung der hauptsächlichste, wenn nicht einzige adäquate Reiz war.

Die Apparatur, die für die Versuche benutzt wurde und sich als sehr geeignet erwies, war der von Szymanski bei seinen Untersuchungen über Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen[2] verwendeten nachgebaut, mit geringen Abänderungen. Das Prinzip ist dies: es sollen die Bewegungen eines gekäfigten Maikäfers durch einen Schreibstift auf die Rolle eines Kymographions übertragen werden. Szymanski hat, je nach seinen Untersuchungsobjekten, verschiedene Systeme benutzt, von denen für den Maikäfer sein auf dem Wageprinzip beruhender Aktograph[3] am

[1] Dabei sind allerdings die Fälle, in denen nach Tabelle I nur ein oder zwei Käfer flogen, nicht in Betracht zu ziehen. Es fliegen ja Käfer auch sonst stets noch bei abnehmender Lichtstärke bis eventuell zu Lichtstärke 1 hinab. Ein einzelner Käfer kann also sehr wohl zu einer später eintreffenden — eventuell von weiter herkommenden — Gruppe gehören, so daß er alsdann für die erste Anflugswahrscheinlichkeit nicht in Frage kommt.

[2] Ztschr. f. allgem. Physiol. 1920, S. 105ff.

[3] Ich übernehme für Apparatur und Methodik die Terminologie von Szymanski

geeignetsten war, von dessen prinzipieller Anordnung Abb. 3 eine Vorstellung gibt.

Der Apparat besteht aus einem hölzernen Wagebalken, auf dessen einem kürzeren Arm ein durchsichtiger leichter Käfig aus sogenanntem Gelatinepapier befestigt ist, während der andere Arm einen elastisch angebrachten Schreibstift trägt. Der Wagebalken spielt auf einem Stahlprisma in einer Stahlkerbe. Auf dem Schreibarm befindet sich ein Laufgewicht zum Ausbalancieren. Befindet sich ein Maikäfer in dem Käfig, so rufen seine Bewegungen Schwankungen der Wage hervor, die durch den Stift auf die Kymographiontrommel übertragen werden und sich hier in Form von starken Ausschlägen der bei Unbewegtheit des Tiers eine gerade wagerechte Linie bildende Kurve markieren. Das Kymographion

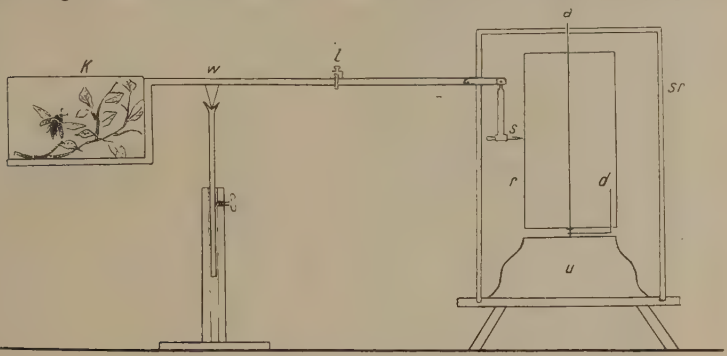


Abb. 3. Szymanskischer Aktograph, auf dem Wageprinzip beruhend. (Schematisch.) Käfig. *w* Wage. *l* Laufgewicht. *s* Schreibstift. *r* Rolle. *u* Uhrwerk. *a* Achse der Rolle. *d* Dreher (anstelle des kl. Zeigers angebracht). *sr* Stahlrahmen (nur einer der zwei sich im Durchgangspunkt der Achse senkrecht schneidenden Rahmen gezeichnet). Etwa $^1/_8$ nat. Gr. Da ohne Messungen gezeichnet, sind die relativen Größenverhältnisse nur ungefähr richtig. (Vgl. auch Szymanskis Abbildung l. c. S. 112.)

bestand aus einem auf eine wagerecht gelegte gewöhnliche Weckeruhr aufgesetzten Pappzylinder, der durch einen anstelle des kleinen Zeigers angebrachten Stift um seine Achse gedreht wird. Das obere Ende der Achse läuft in einem durchbohrten bezw. im Schnittpunkt zweier solcher senkrecht zueinander stehender Stahlbalken, die abnehmbar sind, um auf die Trommel berußte Papierrollen aufsetzen zu können. Dem Gang der Uhr entsprechend dreht sich die Trommel in 12 Stunden einmal, deshalb mußte nach Ablauf dieser Zeit entweder die Papierrolle erneuert oder der Aktograph um ein Stück gesenkt werden.[1]) Dies geschah dadurch, daß der den Wagebalken tragende Stahlstab in einer Röhre auf und ab bewegt und in jeder Stellung arretiert werden konnte. Es wurde sorgfältig darauf geachtet, daß der Papierrollenwechsel bezw. die Verstellung des Aktographen

[1]) Bei Senkung des Aktographen erhielt man also zwei je zwölfstündige Kurven übereinander.

sowie der Futterwechsel[1]) stets in eine Zeit mutmaßlicher Ruhe fiel und während der erwarteten Aktivitätsperioden jede Störung vermieden wurde. Die Erfahrung lehrte bald, daß der ruhende Maikäfer durch diese leider notwendigen Störungen in keiner Weise beeinflußt wurde. Was die Empfindlichkeit meiner Apparate anbetrifft, so waren sie wohl — nicht vom Feinmechaniker hergestellt — weniger empfindlich als die nach dem gleichen Prinzip gebauten, die Szymanski für die aktographische Untersuchung von Fliegen benutzte. Jedenfalls aber genügte ihre Empfindlichkeit für Tiere vom Gewicht eines Maikäfers durchaus, wie aus den Ausschlagsweiten der Kurven ersichtlich wird. Die verwendeten Rollen hatten einen Umfang von 34 cm. Wenn man also die Rolle aufschnitt, so erhielt man einen Papierstreifen von 34 cm Länge mit einer Aktivitätskurve für den Zeitraum von 12 Stunden und durch Aneinanderfügen zwei zusammengehöriger solcher Bänder den ganzen vierundzwanzigstündigen Zyklus. Wenn man nun diese Streifen nach Fixierung mit Schellack auf einen durch senkrechte Linien in 24 gleiche Abschnitte geteilten Kartonstreifen entsprechender Länge klebt, erhält man sofort einen Überblick über die Verteilung der Aktivitätsperioden und kann auf diese Weise die Aktogramme eines oder auch mehrerer Käfer zum Vergleich untereinander kleben. Dadurch erhielt ich eine Reihe Kartons, die so aussahen, wie es Abb. 4 deutlich macht. Leider ist es nicht möglich, die Kurven alle im Original wiederzugeben, da sie viel zu groß sind und eine entsprechend starke Verkleinerung die charakteristische Kurvenform nicht gut herausbringen würde. Ich mußte daher zu schematischen Darstellungen greifen, die den Vorteil der sofortigen übersichtlichen Orientierung haben, um deswillen es auch in Kauf genommen werden kann, daß manche Feinheiten der Originalkurven im Schema nicht darstellbar sind. Bei der schematischen Wiedergabe habe ich mich absichtlich nicht der Methode von Szymanski bedient. Dieser zeichnet die Aktivitätsperioden in zwei konzentrische Kreise ein, von denen der äußere Aktivität, der innere Ruhe bedeutet. Die dadurch entstandenen Schemata sind sehr übersichtlich, sind aber für die, für meine Zwecke notwendige, unmittelbare Vergleichung der einzelnen Kurven verschiedener Tage und Tiere nicht geeignet. Ich versinnbildliche meine Kurven durch ein Schema, das der Anordnung der Kurvenbänder auf Abb. 4 entspricht. Die einzelne Kurve eines Tages wird durch ein Band dargestellt, in dem die Ruhe weiß und die Aktivität schwarz angegeben ist. In welcher Weise das durchgeführt wurde, mag Abb. 5 veranschaulichen. Ein einmaliger Ausschlag wird durch eine senkrechte

[1]) Es ist für aktographische Experimente wichtig, daß die Versuchstiere dauernd mit überschüssigem Futter versorgt sind, sonst können Hunger und event. Dressur auf eine bestimmte Fütterungszeit Änderungen im Aktogramm herbeiführen. Dies Prinzip ist immer durchgeführt worden, außer bei den Erdkäfern, die zu einer Zeit untersucht wurden, zu der es noch kein geeignetes Futter gab (vgl. weiter unten S. 115 die Besprechung der Erdkäferaktogramme).

schwarze Linie, eine mäßig dichte Anhäufung von Ausschlägen durch zahlreiche nebeneinder gesetzte schwarze Linien und die, andauernde Bewegung bedeutende, sehr dichte Anhäufung von Ausschlägen dadurch, daß die ganze Fläche schwarz gezeichnet ist, wiedergegeben. Leider mußte auf die Wiedergabe der Ausschlagsweite als Maßstab der Intensität der Bewegung verzichtet werden. Vor allem deshalb, weil die Ausschlagsweite nicht nur von dieser, sondern fast noch mehr von der Richtung der Bewegung abhängig ist. Bewegung in der Richtung des Wagebalkens erzeugt größere, Bewegung senkrecht dazu kleinere Ausschläge. In der Regel war der Übergang von Ruhe zu Aktivität und umgekehrt sehr plötzlich. Gerade dadurch kommt die schematische Darstellung den wirklichen Verhältnissen sehr nahe. Auf allen Schemata habe ich den Sonnenuntergang für Münden in mitteleuropäischer Zeit durch einen Pfeil mit an der Basis verbreitertem Schaft und den Beginn der Schwärmzeit des betreffenden Tages auf der Schwärmbahn im Freien durch einen einfachen Pfeil ersichtlich gemacht.

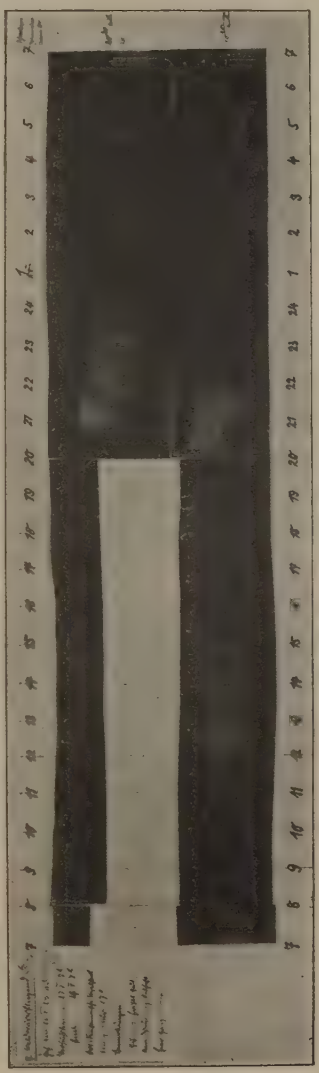


Abb. 4. Originaktogramm des Käfers Nr. 13. (Vgl. Abb. 7, Käfer Nr. 13.) ½ nat. Gr.
(An einigen Stellen ist vor der Photomie vorsichtshalber abgewischter Ruß mit Tusche retouchiert.

Bevor ich zur eigentlichen Besprechung der Versuche übergehe, seien einige Betrachtungen über die Eignung des Maikäfers zum aktographischen Versuchstier vorausgeschickt. Ein Tier ist zur aktographischen Untersuchung dann geeignet, wenn es im Experiment eine große Persistenz der Lebensgewohnheiten zeigt. Eine solche Persistenz darf man erwarten, wenn das Versuchsobjekt es gewohnt ist, sich in engen Räumen, wie dem Käfig des Aktographen, aufzuhalten, zu bewegen und seine Akti-

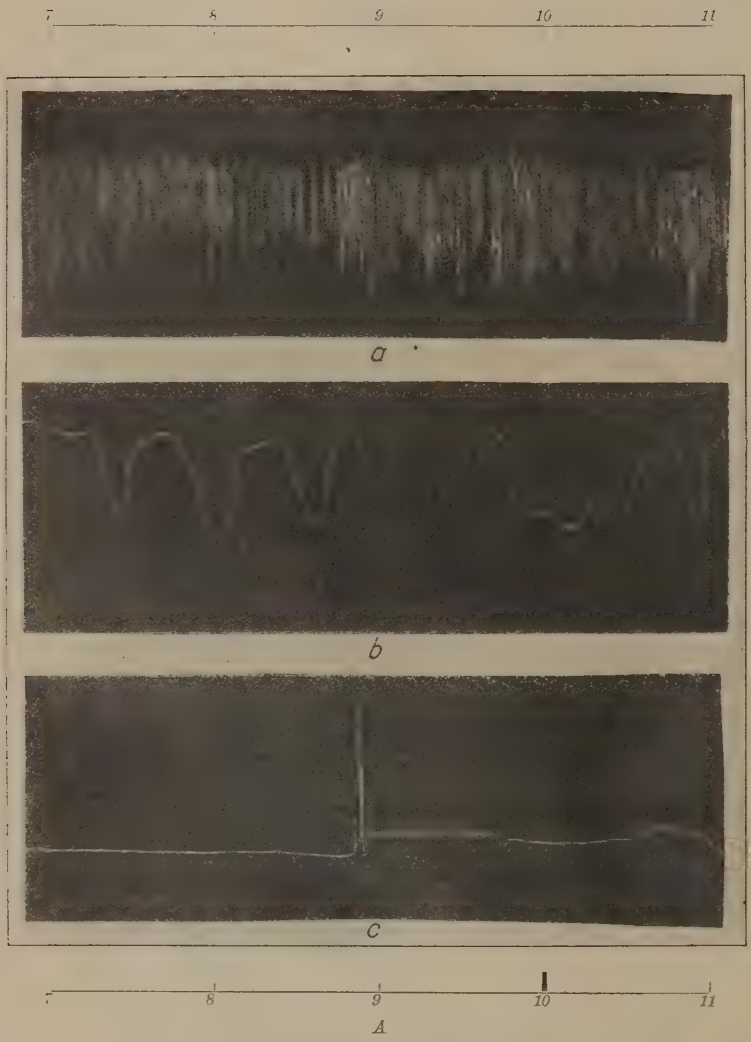


Abb. 5. Verschiedene Kurvenformen und ihre schematische Wiedergabe.
A Originalkurven in $^7/_8$ nat. Gr. *B* Dieselben in schematischer Darstellung.
a Volle Aktivität (Flugversuche).
b Schwache Aktivität (langsames Umherkriechen). *c* Einzelner Ausschlag (kurzer Stellungswechsel).

Die Kurventypen a und b sind Extreme, zwischen denen sich Übergänge finden. Es konnte aber in jedem einzelnen Fall die Zugehörigkeit zum Typus a oder b zweifelsfrei entschieden werden, was wichtig ist für die spätere Berechnung der Aktivitätsmenge (Tab. II—V). Zu beachten ist, daß bei der Schematisierung von Typus b die Anzahl der senkrechten Striche nicht die Anzahl der Ausschläge der Originalkurve wiedergeben soll, sondern andeutet, daß während der ganzen, durch senkrechte Striche bezeichneten Zeit schwache Aktivität herrschte. Bei dem wiedergegebenen Beispiel ist die Anzahl der Kurvenausschläge geringer, in anderen Fällen war sie größer als im Schema die Anzahl der Striche. — Der Kurventypus b entspricht seinem Wesen nach nicht etwa einer Anzahl einzelner Bewegungen, sondern dauernder schwacher Bewegung. Das kann man daraus sehen, daß die Kurvenäste schräg und nicht senkrecht verlaufen. — Die Zahlen oben und unten sind die Stundenziffern.

vitätsform den Raumverhältnissen anzupassen. Szymanskis Untersuchungen, die stets eine hohe Persistenz ergaben, erstreckten sich auch fast ausschließlich auf Tiere, die der genanntenBedingung entsprachen. Es waren entweder Haustiere (Hund, Katze, Kanarienvogel) oder schon im Freileben an enge Räume gewöhnte Tiere (Ratte, Maus, Schabe) oder endlich langsam bewegliche Tiere (Regenwurm). Anders verhält sich die Sachlage bei Tieren, deren Aktivität sich vorwiegend im Fliegen äußert. Man würde kaum ein richtiges aktographisches Bild bekommen, würde man etwa einen frischgefangenen, tobenden Vogel in den Aktographen sperren. Auch der Maikäfer ist ein Tier, dessen Aktivität sich vornehmlich im Fliegen äußert. Er ist ein schneller aber äußerst ungeschickter Flieger, der im Käfig bei Entfaltung seiner Aktivität sofort überall an Hindernisse stößt. Auch die von Szymanski benutzte Schmeißfliege scheint weitaus geeigneter. Man kann nicht umhin, die Möglichkeit mit in Rechnung stellen, daß durch die Behinderung der Aktivitätsentfaltung der Tiere sowohl die Aktivitätsmenge als auch die periodische Aktivitätsverteilung Änderungen erfahren. Man wird aber trotzdem eine bedeutende Persistenz beider Faktoren annehmen können, wenn sich bei der Untersuchung eine immer wiederkehrende Gesetzmäßigkeit der Kurven findet und wenn durch vergleichende Beobachtungen in Freiheit befindlicher Tiere Übereinstimmung der Aktivitätsverteilung in den Lebensgewohnheiten dieser mit den Befunden im Experiment festgestellt wird. Beiden Bedingungen haben die vom Maikäfer erhaltenen Aktogramme genügt, so daß ich die experimentellen Ergebnisse den tatsächlich in der Natur vorhandenen Vorgängen gleichzusetzen kein Bedenken getragen habe. Wo deutlich abnorme Verhältnisse zutage traten, ist dies besonders erwähnt und besprochen worden.

Noch eine andere Schwierigkeit taucht bei der aktographischen Behandlung gerade des Maikäfers auf. Mit Tieren, wie Hund, Kanarienvogel usw. kann man die Untersuchungen über einen langen Zeitraum ausdehnen, ohne befürchten zu müssen, daß sich die Versuchsobjekte während der Untersuchungszeit physiologisch und psychologisch so ändern, daß sich das in den Aktivitätsverhältnissen ausdrückt. Wie viel anders aber liegen die Dinge bei *Melolontha*! Ein so kurzlebiger Organismus, der in wenigen Wochen Fraßperiode, Reifung, Geschlechtstätigkeit, Eiablage, nochmalige Reifung usw. durchmacht, wobei verschiedene Instinktgruppen einander ablösen, kann von einem Tag zum andern sehr große Instinktveränderungen erleiden. Das war auch beim Maikäfer tatsächlich der Fall und darauf ließen sich, wie bald klar werden wird, die oben erwähnten starken Verschiedenheiten im Aktogramm, das Einhalten und Nichteinhalten der Schwärmzeit zurückführen.

Bereits der rohe Vorversuch durch direkte Beobachtung in Gefangenschaft gehaltener Käfer hatte wie erwähnt ergeben, daß ein erheblicher Prozentsatz derselben zur gleichen Zeit, zu der ihre „wilden" Art-

genossen im Freien zu schwärmen pflegen, eine auffallende Unruhe, die sich durch heftiges Umherbrummen in ihren Behältnissen kundtat, zeigte. Ich begann bereits gegen Ende der Maikäferflugzeit 1926 mit den aktographischen Versuchen, allerdings nur mit einem Aktographen. Daher konnte ich nur noch wenige Käfer prüfen. 1927 hatte ich für die ganze Flugzeit 3 Aktographen zur Verfügung. Leider war aber in diesem Jahr infolge ungünstiger Witterung das Auftreten des Maikäfers überhaupt nur schwach, so daß ich Mühe hatte, genügend frisches Material zu bekommen. So kam es, daß meine Aktographen manchmal längere Zeit leer standen und die Zahl der untersuchten Käfer zusammen nur 36 beträgt. Hiervon wurden 4 ausgeschaltet, da sie bei zu niedriger Temperatur geprüft worden waren und bei ihnen gar keine Aktivitätsätsperioden zustande gekommen waren. Die Aktogramme der übrigen 32 sind sämtlich mit zusammen 105 Beobachtungstagstrecken in den schematischen Abbildungen wiedergegeben.

Die Apparate waren in einer nach Westen gerichteten Fensternische des Zoologischen Instituts nebeneinander aufgestellt und hatten noch etwas Nachmittagssonne. An sehr kalten Tagen habe ich sie einigemale im schwach geheizten Zimmer aufgestellt. Das ist bei den betreffenden Aktogrammen vermerkt. Für die jetzt zu besprechenden entscheidenden Versuche über die Wirkung der Dämmerung bleiben zunächst alle die Käfer, die im Zimmer überhaupt keine Schwärmzeit markierten, bezw. andere Aktivitätsperioden aufwiesen, unberücksichtigt. Sie unterliegen späterer Besprechung und lieferten ebenfalls wichtige Resultate

5. Die Markierung der Schwärmzeit im Aktogramm.

(Vgl. Aktogramme der Abbildungen 6 und 7.)

Die Abb. 6 und 7 zeigen die Aktogramme von Individuen, die deutlich positiv reagierten. Aus diesen Aktogrammen läßt sich ersehen:

1. Es wird in allen Fällen an den hier dargestellten aufeinanderfolgenden Beobachtungstagen eine deutliche scharf abgegrenzte Aktivitätsperiode um die Zeit des abendlichen Schwärmens markiert.
2. Die Ausdehnung der Schwärmperiode ist verschieden, obwohl beim selben Tier meist annähernd gleich.
3. Der Beginn der Schwärmperiode im Aktographen liegt dem Sonnenuntergang stets näher als der Beginn der an dem betreffenden Tage im Freien beobachteten Schwärmzeit. Er fällt meist annähernd mit dem Sonnenuntergang zusammen und liegt in einigen Fällen deutlich vor demselben.
4. Außer bei Käfer Nr. 3 kommen neben dieser typischen Schwärmperiode noch andere Aktivitätsperioden vor, von denen besonders häufig eine solche in den Mittags- und Frühnachmittagsstunden ist.

Dazu ist zu bemerken: Das Auftreten der abendlichen Aktivitätsperiode erfolgt mit befriedigender Regelmäßigkeit und Pünktlichkeit. Deshalb ist die Gleichsetzung dieser mit der wirklichen Schwärmzeit der

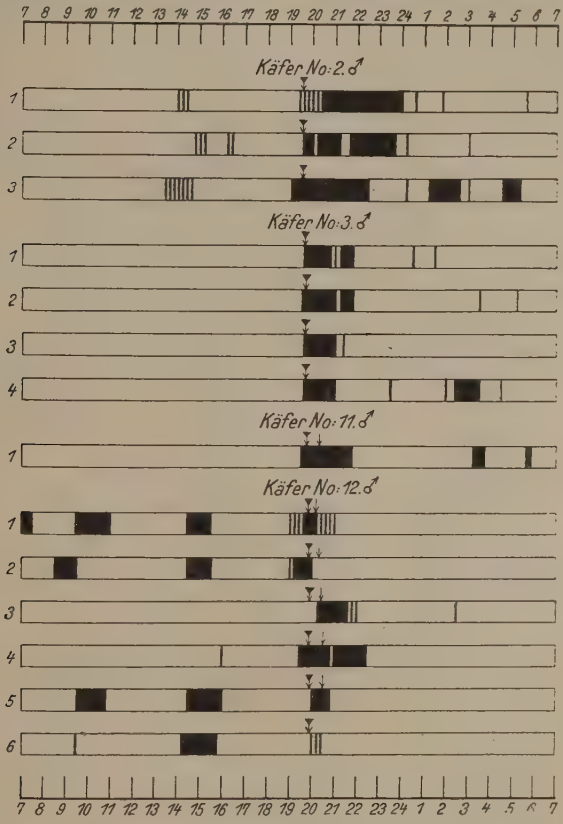


Abb. 6. Beispiele für die Markierung der Schwärmzeit im Aktographen.

Käfer Nr. 2 ♂. Versuch vom 22. IV. 7h—25. IV. 7h 1927. Geheiztes Zimmer. Temperatur 20°. Nicht gefüttert. Am Schluß sehr matt.

Käfer Nr. 3 ♂. Versuch vom 27. IV. 7h—1. V. 7h 1927. Geheiztes Zimmer. Temperatur 20°. Gefüttert, frißt regelmäßig. Am Schluß matt, stirbt bald nach Abschluß des Versuches.

Käfer Nr. 11 ♂. Versuch vom 2. V. 7h—3. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert, noch lebhaft am Schluß.

Käfer Nr. 12 ♂. Versuch vom 5. V. 7h—11. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft.

(Gleichzeitig Käfer 2 und 3 Beispiele für die Aktivitätsverteilung der schwärmreifen Erdkäfer und Käfer 11 und 12 Beispiele der Aktivitätsverteilung der Waldflieger. Vgl. Abschnitt 9—11.)

wilden Käfer berechtigt, um so mehr als die direkte Beobachtung der Käfer um diese Zeit ergab, daß die Aktivität sich in andauernden ungestümen Flugversuchen äußerte. Die verschieden lange Ausdehnung der

Aktivität, die meist größer ist als die Dauer der wirklichen Schwärmzeit im Freien, mag so erklärt werden: Erstens ist die draußen beobachtete Schwärmdauer etwas völlig Verschiedenes von der im Aktographen markierten Schwärmdauer. Jene ist der Zeitraum, innerhalb dessen alle im „Startgebiet“[1]) einer Schwärmbahn startenden Käfer an einer bestimmten

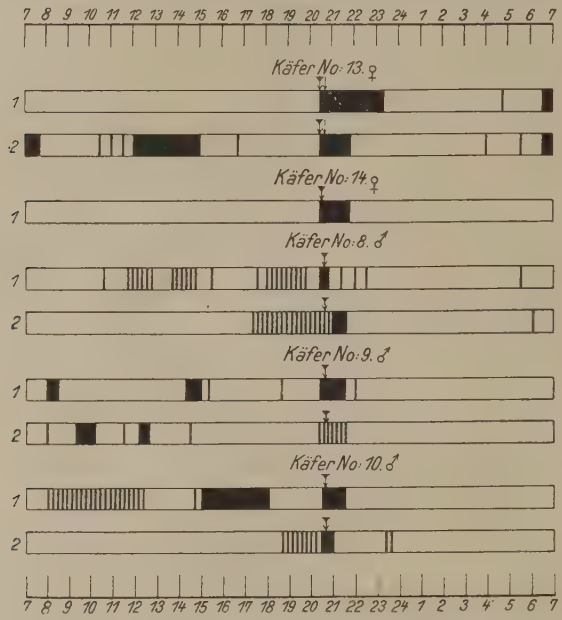


Abb. 7. Weitere Beispiele für die Markierung der Schwärmzeit.

Käfer Nr. 13 ♀. Versuch vom 27. V. 7h—29. V. 7h 1926. Fensternische. Temperatur 17°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier ganz unreif.

Käfer Nr. 14 ♀. Versuch vom 30. V. 7h—31. V. 7h 1926. Fensternische. Temperatur ? Gefüttert. Noch lebhaft. Eier ganz unreif.

Käfer Nr. 8 ♂. Versuch vom 6. VI. 7h—8. VI. 7h 1926. Fensternische. Temperatur 16°. Gefüttert. Noch lebhaft.

Käfer Nr. 9 ♂. Versuch vom 8. VI. 7h—10. VI. 7h 1926. Fensternische. Temperatur 16°. Gefüttert. Noch lebhaft.

Käfer Nr. 10 ♂. Versuch vom 10. VI. 7h—12. VI. 7h 1926. Fensternische. Temperatur 19°. Gefüttert. Noch lebhaft.

(Gleichzeitig weitere Beispiele für die Aktivitätsverteilung der Waldflieger. Vgl. Abschnitt 9—11.)

Beobachtungsstelle vorbeikommen. Diese ist die Aktivitätsdauer des einzelnen Tieres. Und die wird wohl auch im Freien individuell variieren. Zweitens ist es auch möglich, daß sich die Schwärmdauer im Käfig deshalb verlängert, weil der Käfer durch sein Schwärmen nicht das angestrebte Ziel, den Wald, erreicht, und deshalb der Schwärminstinkt nicht

[1]) „Startgebiet“ einer Schwärmbahn nenne ich das Gebiet, in dem die Maikäfer, die auf ihr schwärmen, aus der Erde kommen.

befriedigt wird. Dem Moment der Dauer des Schwärmens im Aktopraphen ist also keine Bedeutung zuzumessen. Wenden wir uns nun zur Betrachtung des Zeitpunktes des Schwärmbeginns. Wir hatten als wahrscheinlich angenommen, der auslösende Faktor sei ein bestimmter Dämmerungsgrad. Für diese Annahme ist ein weiteres Glied in der Beweiskette dadurch gegeben, daß das Schwärmen im Zimmer etwas früher beginnt als im Freien. Denn im Zimmer bricht die Dämmerung früher herein, der betreffende zum Starten notwendige Dämmerungsgrad wird früher erreicht. Das wurde noch dadurch verstärkt, daß vor dem Fenster, von dem die Apparate ihr Licht empfingen, ein anderes Haus dicht herangebaut war. Zur weiteren Erklärung des deutlichen Früherschwärmens kann auch noch ein anderer, obwohl unwesentlicherer Punkt herangezogen werden. Im Aktographen wird als Schwärmbeginn der wirkliche Start markiert, während die auf der Schwärmbahn zur Beobachtung kommenden Käfer schon eine gewisse Strecke durchflogen haben und es nicht feststeht, ob sie nach dem Starten direkt gradlinig auf die Schwärmbahn zufliegen. Über die Bedeutung der anderen noch auftretenden Aktivitätsperiode am Nachmittag wird später zu reden sein.

6. Versuche mit dauernder Dunkelhaltung.

(Aktogramme der Käfer 15, 16, 17, Abb. 8.)

War die Vermutung, die Dämmerung wirke als Zeitmarke für den Schwärmbeginn, richtig, so mußten sich Störungen des regelrechten Ablaufs ergeben, wenn man die Tiere gleichmäßig belichtete, also die Dämmerung ausschaltete. Da ich für eine stets gleichbleibende helle Beleuchtung ohne Temperaturerhöhung keine Einrichtungen zur Verfügung hatte, versuchte ich die Ausschaltung der Dämmerung auf dem umgekehrten Weg, durch dauernde absolute Dunkelheit. Ich verbrachte die Tiere entweder in die photographische Dunkelkammer des Instituts oder später beim dritten Versuch ersetzte ich den Gelatinekäfig durch einen solchen aus schwarzem vollständig lichtundurchlässigem Papier. Die Resultate dieser Versuche sind auf Abb. 8 schematisch dargestellt. Ich verwendete dazu Käfer, die ein oder mehreremal gut die Schwärmzeit eingehalten hatten. Im Schema sind die Zeiten, die der Käfer im Dunkeln verbrachte, mit einem schraffierten Streifen über dem Aktogramm versehen worden. Die Käfer Nr. 15 und Nr. 16 wurden in der Dunkelkammer geprüft. Beide hatten vorher ausgezeichnet Schwärmzeit markiert und zwar ohne andere große Aktivitätsperioden. Beide zeigten bei Dunkelhaltung übereinstimmend eine vollkommene Verschiebung der Aktivität. Bei Nr. 15 fiel die Schwärmzeit am ersten Tag einfach aus, während am zweiten Tag zwar eine längere Aktivitätsperiode eintrat, aber zu gänzlich anderer Zeit. Nr. 16 zeigte sofort eine außerordentlich starke Vermehrung der Aktivität, so daß die Aktivität die Schwärmzeit mit umfaßt und so die Be-

urteilung unsicher macht. Am stärksten beweisend ist der dritte Versuch, Käfer Nr. 17. Dieser Käfer hatte an drei Tagen hintereinander sehr pünktlich geschwärmt (Käfer Nr. 17, Aktogramm 1 bis 3) und erschien mir deshalb besonders geeignet. Ich brachte ihn nicht in die Dunkel-

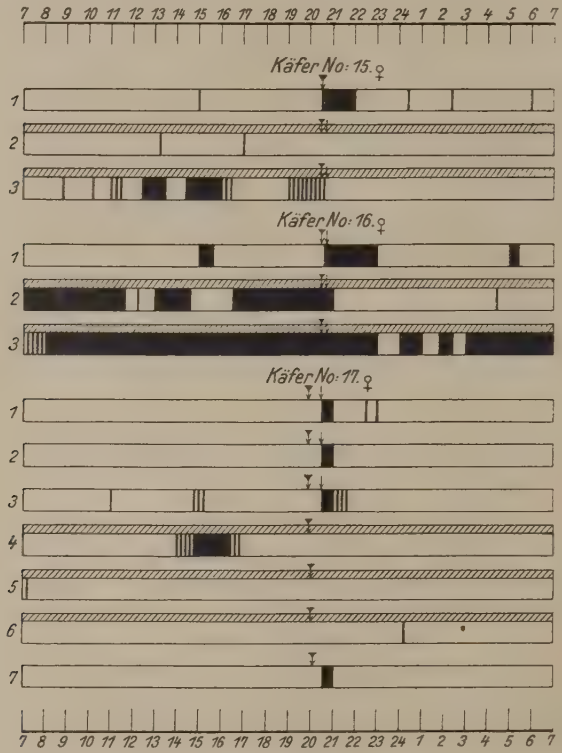


Abb. 8. Versuche mit Dunkelhaltung.

Käfer Nr. 15 ♀. Versuch vom 31. V. 7h—3. VI. 7h 1926. Fensternische. Ab 2. VI. 7h Dunkelkammer. Temperatur ? Gefüttert. Noch lebhaft. Eier ganz unreif.

Käfer Nr. 16 ♀. Versuch vom 3. VI. 7h—6. VI. 7h 1926. Fensternische. Ab 4. VI. 7h Dunkelkammer. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier ganz unreif.

Käfer Nr. 17 ♀. Versuch vom 7. V. 7h—14. V. 7h 1927. Fensternische. Vom 10. V. 7h—13. V. 7h (Versuchstag 4—6) in lichtdichtem Käfig. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier ganz unreif.

(Gleichzeitig weitere Beispiele für die Aktivitätsverteilung der Waldfliegen. Vgl. Abschnitt 9—11.)

kammer, sondern um die völlige Gleichheit mit den Versuchsbedingungen der ersten drei Tage zu wahren, in den beschriebenen lichtdichten Käfig, so daß der Versuch an derselben Stelle wie die anderen stattfand. Der Käfer blieb drei Tage im Dunkeln und während dieser drei Tage fiel die Schwärmzeit vollkommen aus (Aktogramm 4—6). Nur am ersten Tage erschien eine Periode intensiver Aktivität am Nachmittag zwischen 14

und 17 Uhr, an den zwei folgenden Tagen überhaupt keine. Wieder in normale Versuchsbedingungen zurückgebracht, d. h. in seinen alten Käfig, markierte er die Schwärmzeit mit derselben Pünktlichkeit wie zuvor (Aktogramm 7, Käfer 17). Die Resultate dieser Versuche sind, kurz zusammengefaßt, wie man sich an der Hand der Aktogramme Abb. 8 überzeugen kann, folgende:

1. Durch Verbringen der Versuchstiere in Dunkelheit tritt entweder eine Vermehrung der Aktivität unter Verwischung der Schwärmperiode oder eine Verschiebung oder ein vollständiges Ausfallen derselben ein.
2. Nach Rückführung der Versuchstiere in normale Lichtbedingungen wird die Schwärmzeit sofort wieder markiert.

Die Wahrscheinlichkeit für die Betrachtung des Lichtes als adäquaten Reiz hatte jetzt fast den Grad völliger Sicherheit erreicht. Um jeden Zweifel, der dadurch entstehen könnte, daß man annahm, die Tiere seien durch den Dunkelversuch in ihrem Wohlbefinden zu stark gestört[1]) auszuschließen, fügte ich noch eine weitere Serie von Experimenten an, die die Frage nun endgültig und einwandfrei entscheiden konnten.

7. Versuche mit künstlicher Dämmerung.

(Aktogramme der Käfer 30 und 31, Abb. 9.)

Bestand meine Annahme zu Recht, so mußte sich das Schwärmen zu einer anderen als der normalen Zeit durch künstliche Dämmerung hervorrufen lassen. Die verwendete künstliche Dämmerung habe ich auf höchst einfache Weise hergestellt. Ich begann in kurzen Abständen das lichtspendende Fenster zuerst mit hellen, später mit immer dunkleren Tüchern zuzuhängen. Dabei kontrollierte ich fortwährend den Helligkeitsgrad mit dem auch zu den Beobachtungen auf der Schwärmbahn verwendeten Lichtmesser. Die Verdunkelung geschah so allmählich, daß der Dämmerungsgrad Lichtstärke 10, bei dem auf der Schwärmbahn die wilden Käfer zu erwarten waren, etwa im Verlauf einer Stunde erreicht wurde. Eine Zusammenstellung der Ergebnisse findet sich auf Abb. 9. Die Zeit vom Beginn der Verdunkelung bis zum Wiederhellmachen habe ich wieder durch einen schraffierten Streifen oberhalb des Aktogramms angedeutet und den Punkt, an dem die Lichtstärke 10 unserer Terminologie erreicht wurde, durch einen senkrechten Strich mit der Bezeichnung L 10. Eine weitere Verdunkelung über diesen Dämmerungsgrad hinaus wurde bei keinem Versuch vorgenommen. Ich wählte zwei Käfer, von denen der eine (Nr. 30) zweimal, der andere (Nr. 31) einmal sehr gut geschwärmt hatte, ohne andere Aktivitätsperioden außer der typischen Schwärmperiode aufzuzeigen, die das Bild stören konnten. Den ersten derartigen Ver-

[1]) Auch im Dunkeln haben die Käfer regelmäßig gefressen.

such begann sich am 3. Juni 1927 um 11 Uhr vormittags. Ich muß sagen, daß ich dem Ausgang mit sehr großer Spannung entgegensah. Das Erwartete geschah: als ich bei der Verdunkelung Lichtstärke 10 erreicht hatte, begannen beide Käfer stark und typisch zu schwärmen, indem sie

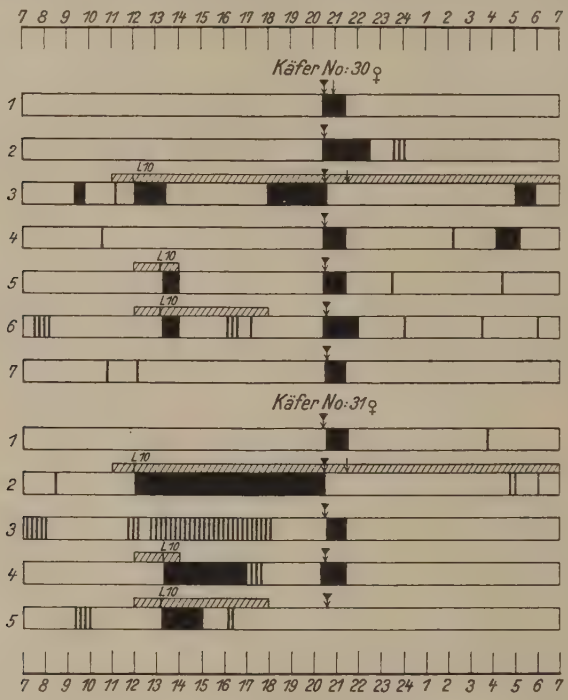


Abb. 9. Versuche mit künstlicher Dämmerung.

Käfer Nr. 30 ♀. Versuch vom 1. VI. 7h—8. VI. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noc lebhaft. Eier reif.

Käfer Nr. 31 ♀. Versuch vom 2. VI. 7h—7. VI. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier reif.

Am 3. VI. 11h—4. VI. 7h
5. VI. 12h—14h
6. VI. 12h—18h
} allmähliche Verdunkelung.

Also am 3., 5., 6. Versuchstag von Käfer 30 und am 2., 4., 5. Versuchstag von Käfer 31.
Bei L 10 wurde Lichtstärke 10 erreicht. Stärker als bis zu Lichtstärke 10 wurde nicht abgedunkelt.
(Gleichzeitig die Versuchstage 1, 2, 4, 7 von Käfer 30 und 1 und 3 von Käfer 31 Beispiele für die Aktivitätsverteilung bei den Feldfliegern. Vgl. Abschnitt 9 und 13.)

ohne Unterbrechung Flugversuche machten! An diesem ersten Versuchstage ließ ich die Abdunkelung bis zum andern Morgen bestehen (Nr. 30, 3 und Nr. 31, 2). Wie das Aktogramm zeigt, verhielten sich beide Käfer später verschieden. Der eine stellte das Schwärmen bald ein, um gegen Abend und gegen Morgen nochmals je eine Aktivitätsperiode einzuschalten.

Der andere war in einer einzigen Periode bis etwa zum eigentlichen Schwärmtermin lebendig. Diese Verschiedenheiten sind unwesentlich. Wichtig und entscheidend ist, daß beide Käfer gleichzeitig und sehr plötzlich in Aktion traten, als L 10 erreicht war und daß an diesem Tage die reguläre Schwärmzeit ausfiel. Am nächsten Tage unterließ ich einen Versuch, um zunächst zu kontrollieren, ob die Käfer sich noch normal verhielten. Das war bei beiden der Fall (30, 4 und 31, 3). Am 5. Juni wiederholte ich den Versuch in gleicher Anordnung. Der Erfolg war genau derselbe. Diesmal machte ich bald nachdem die Käfer lebhaft zu schwärmen begonnen hatten, wieder hell, worauf Käfer Nr. 30 (5), gewissermaßen als habe er sich geirrt, sofort mit dem Schwärmen aufhörte. Der andere, Nr. 31 (4), blieb noch längere Zeit sehr unruhig. Wie ich erwartete, schwärmten die Käfer abends zur normalen Zeit noch einmal. Den dritten Versuch dieser Art unternahm ich am 6. Juni wieder mit demselben Ergebnis. Nur schwärmte allerdings Käfer Nr. 31 (5) diesmal abends nicht zum zweiten Male.[1]) Käfer Nr. 30 wurde am nächsten Tage nochmals einer Kontrollprüfung unterworfen und zeigte normales Verhalten (Nr. 30, 7).

Mit diesen Experimenten war der Schlußstein der Beweisführung gesetzt. Die Frage nach der zeitlichen Orientierung der schwärmenden Käfer glaube ich vollständig geklärt zu haben. Der Schwärminstinkt wird durch die hereinbrechende Dämmerung und zwar durch einen ganz bestimmten Dämmerungsgrad ausgelöst.[2]) Ein genaues Studium der Aktogramme meiner Versuche, insbesondere der Dunkelheits- und Dämmerungsversuche, wird davon überzeugen. Wie indessen die Wirkung dieses Reizes im einzelnen zu denken ist, ob etwa bei der betreffenden charakteristischen Lichtintensität die Käfer besonders deutlich sehen oder ähnlich, entzieht sich zurzeit meiner Beurteilung. Aber eins sei noch hervorgehoben: Es gehört offenbar dazu, daß der typische Dämmerungsgrad auf dem Wege des Dunkelwerdens erreicht wird, denn beim morgendlichen Hellwerden zeigt sich keine ähnliche Erscheinung. Das kann man zwar nicht sicher aus den Freilandbeobachtungen schließen, weil zu dieser Jahreszeit im Freien morgens oft die für Schwärmtätigkeit notwendige Minimaltemperatur (10 °) unterschritten wird. Aber auch in meinen Zimmerversuchen hat sich keine besondere Aktivitätssteigerung in den Stunden der Morgendämmerung erkennen lassen, obwohl hier die Temperatur immer beträchtlich über der Minimaltemperatur war.

---

[1]) Das ist auf das später beschriebene Erlöschen der Schwärmaktivität bei längerer Haltung zurückzuführen.

[2]) Die Tatsache, daß auf der Schwärmbahn (vgl. Tab. I) L 9 häufigste Schwärmbeginnlichtstärke ist, während im Experiment der Start durchweg bei L 10 erfolgt, könnte man so deuten, daß die zuerst auf der Schwärmbahn ankommenden Käfer von ihrem bei L 10 erfolgten Start bis zur Beobachtungsstation durchschnittlich etwa die Zeit benötigen, in der die Dämmerung von L 10 bis L 9 zunimmt (einige Minuten).

8. Ist die beobachtete Erscheinung bei Scarabaeiden und Lucaniden allgemein verbreitet?

Zufällig bekam ich in den Tagen, als ich die entscheidenden Dämmerungsversuche machte, einen männlichen *Lucanus cervus* L. Da ich nur zwei für die Versuche brauchbare Maikäfer hatte und der dritte Aktograph leer stand, unterwarf ich diesen ebenfalls den Versuchen am 5. und 6. Juni. Wie erstaunte ich, als der Hirschkäfer sich genau so verhielt wie die Maikäfer! Aus dem Aktogramm in Abb. 10 ist das zu ersehen. Er hatte am ersten Versuchstag außer der künstlich hervorgerufenen Schwärmzeit noch die reguläre am Abend (Hirschkäfer, Aktogramm 1). Am zweiten Versuchstag fiel allerdings die abendliche Schwärmzeit, nach einer sehr langen künstlichen, aus (Aktogramm 2). Wohl

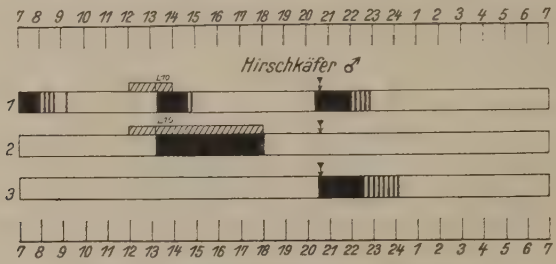


Abb. 10. Die Aktivitätsverteilung eines ♂ Hirschkäfers.

Der Hirschkäfer wurde denselben Versuchen mit künstlicher Dämmerung wie Käfer 30 u. 31 (Abb. 9) ausgesetzt. Versuch vom 5. VII. 7h—8. VI. 7h.

Der Hirschkäfer hat dieselbe normale Schwärmzeit wie der Maikäfer (Versuchstag 1 und 3) und reagiert in gleicher Weise auf künstliche Dämmerung (Versuchstag 1 und 2) wie sie.

aber erschien die reguläre Schwärmzeit am 7. Juni wieder, als ich keinen Dämmerungsversuch gemacht hatte (Aktogramm 3).

Dies Versuchsergebnis und eine Anzahl Freilandbeobachtungen lassen es mir wahrscheinlich erscheinen, daß die Schwärmreaktion auf den adäquaten Lichtreiz innerhalb der Lamellicorniergruppe allgemeiner verbreitet ist. Außer *Melolontha melolontha* L. habe ich noch abends schwärmend beobachtet:

Melolontha hippocastani F., zahlreich, vergesellschaftet mit *Melolontha melolontha* L., im Mai 1924 im Englischen Garten in München.

Rhizotrogus aestivus Oliv. häufig im Mai 1927 bei Münden auf einer Maikäferschwärmbahn (nicht an der Beobachtungsstation Rhumbler).

Amphimallus solstitialis L. sehr häufig in verschiedenen Jahren, besonders einmal im Juni 1919 auf der Brandenburg bei Eisenach.

Geotrupes stercorarius L. am 10. August 1924 in ungeheuren Scharen über Feldern bei Buchenau, Kreis Eisenach. In derselben Gegend alljährlich im Spätsommer und Frühherbst in geringerer Anzahl.

Geotrupes silvaticus Panz. erschien öfter 1926 und 1927 zur Schwärmstunde auf der Maikäferschwärmbahn am Rhumblerschen Hause.

Lucanus cervus L. habe ich mehrfach im Juni verschiedener Jahre abends einzeln schwärmen sehen, auch auf der Maikäferschwärmbahn. Dazu stellt mir Herr Prof. Rhumbler noch eine Notiz aus seinem Beobachtungsbuch zur Verfügung. Sie lautet: „1907. 27. Juni. Hirschkäfer ♂♂ und ♀♀ schwärmen zwischen $^1/_2$9 und $^3/_4$9 Uhr in größerer Zahl am Anfang des Kasparbaumweges."[1])

Ceruchus chrysomelinus Hochw. im Mai 1927 in einzelnen Stücken auf der Schwärmbahn.

Bei allen diesen Beobachtungen herrschte die charakteristische, mir jetzt durch Übung sehr vertraute, „Maikäferdämmerung". Besonders deutlich erinnere ich mich an diesen Dämmerungsgrad, als ich 1919 die schwärmenden *Amphimallus* und 1924 die geradezu unglaubliche Anzahl schwärmender *G. stercorarius* beobachtete. Die letztgenannten kamen auf einer mehrere hundert Meter im Geviert messenden Fläche aus der Erde und man stand überall in einem dicken Schwarm. Eine Richtung des Schwärmens auf ein Ziel habe ich dabei nicht feststellen können.

9. Die aktographische Analyse biologisch verschiedener Maikäferkategorien.

Schon zu Beginn der im vorstehenden geschilderten Versuchsreihe wurde, wie mehrfach erwähnt, bemerkt, daß nicht alle zur Untersuchung herangezogenen Käfer gleichermaßen im Aktogramm eine der typischen Schwärmzeit entsprechende Aktivitätsperiode aufwiesen. Ein nicht unerheblicher Prozentsatz hatte vielmehr diese Schwärmzeit nicht, sondern ganz andere meist nicht minder deutliche Aktivitätsperioden. Ich hatte aber schon von Anfang an die Vorsicht gebraucht, die Herkunft jedes zu Versuchen verwendeten Käfers zu notieren, und an Hand dieser Herkunftsbezeichnungen ließ sich eine Gruppeneinteilung durchführen. Da zeigte sich auf einmal, daß der Periodizität des abendlichen Schwärmens eine große Periodizität übergelagert war, die sich in gesetzmäßigem Auftreten und Wiederverschwinden des Schwärmtriebes äußerte. Um meine

[1]) Die Angabe bezieht sich auf eine Örtlichkeit nahe bei Münden. Es sei dazu eine Anmerkung nach anderer Richtung gestattet. 1927 war in Mündens Umgebung ein ausgesprochenes Hirschkäferjahr, und die Art war Anfang Juni ganz ungewöhnlich häufig. Bei fünfjähriger Generation (Escherich, Nüßlin-Rhumbler) wäre das also derselbe Stamm, der auch 1907, der Rhumblerschen Beobachtung nach zu urteilen, zahlreich auftrat. Auch in der Zwischenzeit sind von Herrn Förster Braatz in einzelnen Jahren, die allerdings nicht mehr genau feststehen, besonders viel Hirschkäfer beobachtet worden. Demnach ergeben sich regelrechte Hirschkäferflugjahre, entsprechend den Maikäferflugjahren, die für Münden auf zwei Jahre nach dem Jahrzehnt und Jahrfünft fallen, also 1907, 1912, 1917, 1922, 1927, 1932 usw. stattfinden. Ähnliche Verhältnisse sind ja wohl für alle Insekten mit mehrjähriger Generation zu erwarten.

Einteilung der Maikäfer in biologische Gruppen näher zu begründen, muß ich einen kurzen Überblick über die Biologie der Maikäferimago geben, wie zum Teil bereits bekannt ist, zum Teil durch die gemeinsamen Beobachtungen aller an den Maikäferarbeiten des Mündener Zoologischen Instituts Beteiligter festgelegt wurde.[1])

Die meist im Felde bezw. offenen Gelände schlüpfenden Imagines fliegen etwa von Ende April an, noch vollkommen geschlechtsunreif abends auf Schwärmbahnen nach dem Walde.[2]) Hier machen sie Reifungsfraß und begatten sich. Die Männchen bleiben dann bis zu ihrem Tode im Wald oder wechseln wenigstens ihren Aufenthaltsort nicht gesetzmäßig, während die Weibchen nach etwa zwei Wochen zur Eiablage nach dem Felde zurückfliegen. Nach erfolgter Oviposition fliegen die Weibchen abermals zu Walde, und so kann sich der Zyklus ein zweites- und vielleicht noch ein drittesmal wiederholen.

Danach kann man die Maikäfer in folgende Kategorien einteilen, von denen man vermuten darf, daß sie sich im physiologischen Versuch verschieden verhalten:

1. Primäre Erdkäfer (♂♂ u. ♀♀, noch aus der Verpuppungszeit in der Erde).
2. Primäre Waldflieger[3]) (♂♂ u. ♀♀, auf dem ersten Flug nach den Fraßbäumen).
3. Primäre Fraßkäfer (♂♂ u. ♀♀, an den Fraßbäumen).
4. Primäre Feldflieger (nur ♀♀, die zur ersten Eialage fliegen).
5. Sekundäre Erdkäfer (eierlegende ♀♀).
6. Sekundäre Waldflieger (♀♀, die nach Eiablage zum Wald zurückfliegen).
7. Sekundäre Fraßkäfer (♀♀, die nach der ersten Eiablage wieder an den Nahrungsbäumen fressen) usw.

Käfer, die wegen ungünstiger Witterung vorübergehend in die Erde gehen,[4]) sind natürlich keine Erdkäfer im Sinne dieser Einteilung. Ich bezeichne sie als „falsche Erdkäfer".

Für den biologischen Versuch genügt es, die ersten fünf Gruppen zu unterscheiden, da man Angehörige der anderen Kategorien doch nicht streng genug als solche erkennen kann. Die primären Gruppen kann man

---

[1]) Vgl. insbesondere Schwerdtfeger l. c.

[2]) Bezw. nach anderen Fraßbäumen. Ich benutze in dieser Arbeit „Wald" als Bezeichnung für Fraßort, da der Fraß fast immer im Walde stattfindet. Er kann aber auch an Baumalleen, Obstbäumen usw. stattfinden.

[3]) Entsprechend der oben angegebenen umfassenderen Gebrauchsweise des Begriffes Wald, nenne ich „Waldflieger" alle Käfer, die, aus der Erde kommend, zum Fraßort fliegen, auch wenn der Fraßort ausnahmsweise nicht im Walde liegt.

[4]) Sachtleben, Versuche zur Maikäferbekämpfung mit arsenhaltigen Stäubemitteln, in: Arbeiten an d. Biolog. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtsch., Bd. 15, 1926, S. 1—46, insbesondere S. 28.

leicht unterscheiden nach ihrer Herkunft, Waldflieger und Feldflieger nach der Richtung, in der sie auf der Schwärmbahn flogen. Auch sind die primären Feldflieger ebenso wie die sekundären Erdkäfer durch ihre reifen Eier zu identifizieren.

Ich habe Käfer aus allen Kategorien geprüft und mein Material nach den Gesichtspunkten dieser Einteilung geordnet auf Abb. 11—18 in Aktogrammen niedergelegt. Ich gehe jetzt das charakteristische Verhalten der einzelnen Gruppen durch. Es wird an der betreffenden Stelle angemerkt werden, wo die für die bisher besprochenen Versuche verwendeten Individuen, deren Aktogramme bereits in Abb. 6—10 dargestellt sind, ihrer Herkunft und ihrem Verhalten nach einzuordnen sind.

10. Die Erdkäfer.

(Aktogramme der Käfer 2 u. 3, Abb. 6 und 1, 4, 5, 6, 7, Abb. 11 u. 12).

Alle zur Untersuchung gekommenen Erdkäfer sind sicher echte primäre Erdkäfer der Gruppe 1, da sie zu einer Zeit ausgegraben wurden, zu der es noch keine fliegenden Maikäfer gab. Zudem wiesen sie sich als solche auch dadurch aus, daß zwei davon erst in der Gefangenschaft die Harnsäure abgaben, die Insekten nach dem Schlüpfen aus der Puppe abzugeben pflegen, und die übrigen bei der nach Abschluß der Versuche erfolgten Tötung und Sektion diese noch bei sich hatten. Die Harnsäure wird aber stets vor dem ersten Flug abgegeben. Die Versuche mußten alle im gleichmäßig geheizten Zimmer stattfinden, um überhaupt eine Aktion der Käfer zu erreichen, da es noch zu kalt war. Die wichtigsten Ergebnisse sind folgende:

Die Erdkäfer reagieren nach zwei verschiedenen Typen, die sich durch verschiedene, aber unter sich sehr gleichartige, Aktivitätsperioden unterschieden. Den einen Modus repräsentieren die in Abb. 11 und 12 abgebildeten Aktogramme. Man findet übereinstimmend eine große aktive Phase in den Tages- und eine große Ruhephase in den Nachtstunden. Nur ist bei einigen die aktive Phase in mehrere kleine aufgelöst. Die Schwärmzeit spielt also bei diesem Typus überhaupt keine Rolle, in der Regel hört die Aktivität noch vor der eigentlichen Schwärmstunde auf. Ganz anders der zweite Modus! Diesen verkörpern die Käfer 2 und 3, deren Aktogramme bereits in Abb. 6 als die von typischen „Schwärmern" wiedergegeben sind. Diese beiden Käfer sind Erdkäfer! Der Unterschied gegenüber dem erstgenannten Modus besteht hier nicht nur in der zeitlichen Verschiebung der aktiven Periode, sondern auch in der weit geringeren Ausdehnung derselben. Dieser Typus hat kurze echte Schwärmperioden, der andere Aktivitätsphasen bis zu 12 Stunden Länge! Aber ein noch durchgreifenderer Unterschied bestand in der verschiedenen Form der Aktivität, die sich im Aktogramm nicht ausdrückt, aber durch direkte Beobachtung festgestellt wurde. Die Käfer 2 und 3 versuchten in ihren

Aktivitätsperioden unaufhörlich zu fliegen, alle andern, also alle auf Abb. 11 und 12 dargestellten, versuchten sich einzugraben.

Also die Käfer 2 und 3, von denen besonders Käfer 3 ein wahres Paradebeispiel pünktlichen Schwärmens ist, haben den Schwärminstinkt bereits, den Käfern 1, 4, 5, 6, 7 geht er vollständig ab. Mit dieser Beobachtung steht vermutlich eine andere in gewissem Zusammenhang. Käfer

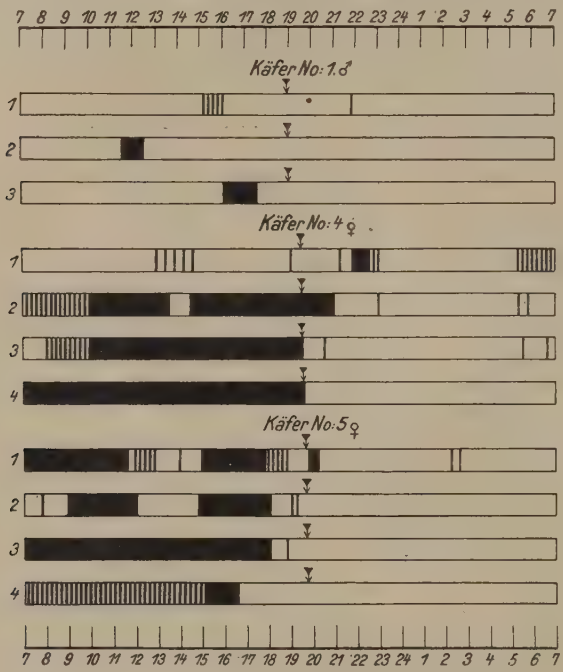


Abb. 11. Die Aktivitätsverteilung bei schwärmunreifen Erdkäfern.

Käfer Nr. 1 ♂. Versuch vom 3. IV. 7h—6. IV. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 10°. Nicht gefüttert. Am Schluß noch in größerer Wärme lebhaft.

Käfer Nr. 4 ♀. Versuch vom 22. IV. 7h—26. IV. 7h 1927. Geheiztes Zimmer. Temperatur 20°. Nicht gefüttert. Lebt am Schluß noch, aber nur matt.

Käfer Nr. 5 ♀. Versuch vom 27. IV. 7h—1. V. 7h 1927. Geheiztes Zimmer. Temperatur 20°. Nicht gefüttert. Lebt noch.

(Aktogramme schwärmreifer Erdkäfer. Vgl. Abb. 6, Käfer 2 und 3.)

2 und 3 sind nämlich die erwähnten Individuen, die ihre Harnsäure schon vor Beginn der Versuche abgegeben hatten. Alle andern hatten sie nach Schluß derselben noch bei sich. Käfer 2 und 3 waren demnach in der Entwicklung bereits weiter vorgeschritten. Ich bin überzeugt, man hätte auch die Käfer 1 u. 4—7 später noch zum Schwärmen bringen können, wenn es gelungen wäre, sie genügend lange am Leben zu halten. Das war aber nicht möglich, da sie nicht gefüttert werden konnten. Es gab

noch nichts Brauchbares. Bei der verhältnismäßig hohen Temperatur von 20° gehalten, mußten sie nach wenigen Tagen schon matt und für Versuche unbrauchbar werden.[1])

Nach den Ergebnissen dieser Versuche unterscheide ich nun zwei Typen primärer Erdkäfer:

1. schwärmunreife Erdkäfer (Käfer 1, 4, 5, 6, 7),
2. schwärmreife Erdkäfer (Käfer 2, 2).

Die beiden beobachteten Formen der Aktivität nenne ich fossorisch und volatorisch.

Ich erkläre das verschiedene Verhalten folgendermaßen: Der Schwärminstinkt entsteht bei den Erdkäfern um die Zeit der Abgabe der Harn-

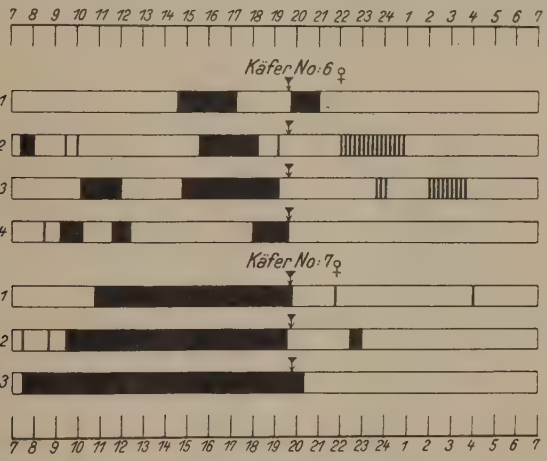


Abb. 12. Schwärmunreife Erdkäfer, Fortsetzung.

Käfer Nr. 6 ♀. Versuch vom 27. IV. 7 h—1. V. 7 h 1927. Geheiztes Zimmer. Temperatur 20°. Nicht gefüttert. Lebt noch.

Käfer Nr. 7 ♀. Versuch vom 2. V. 7 h—5. V. 7 h 1927. Geheiztes Zimmer. Temperatur 20°. Nicht gefüttert. Lebt noch.

säure herum. Dann verwandelt sich die vorher vorhandene fossorische Aktivität des schwärmunreifen Käfers in die volatorische des schwärmreifen Käfers, unter Festlegung der Hauptaktivitätsperiode auf die Zeit der hereinbrechenden Dämmerung. Die auffallende Aktivitätsmenge der

[1]) Ich selbst habe keine Zahlen über die Lebensdauer der Maikäfer notiert. Unverkennbar waren aber die ♂♂ bei weitem hinfälliger als die ♀♀, besonders bei den ungefütterten. Bei Kalandadzes Versuchen (Die Wirkung von Arsenpräparaten auf die wichtigsten Forstschädlinge, in Zeitschr. f. angew. Entomol., Bd. 13, 1927, S. 1—96, insbesondere S. 14—15) erreichten hungernde Maikäfer nur eine mittl. Lebensdauer von 4,83 Tagen, bei Endwerten von 1—6 Tagen. Vgl. a. Sachtleben l. c., S. 42.

schwärmunreifen Käfer — wohlgemerkt, die Käfer sind alle[1]) bei gleicher Temperatur gehalten — ist wohl zweifellos als Folge des Unbehagens zu deuten, in das die Käfer durch die Helligkeit versetzt werden, denn nachts, in der Dunkelheit hören die Grabversuche auf. Die Käfer sind lucifug. Wie ich bereits Seite 103 näher erörtert habe, kann man im allgemeinen unterstellen, daß die Aktivitätsverteilung im Aktographen annähernd oder genau der im Freileben der Tiere vorhandenen entspricht. Die Beobachtung der Wildkäfer ergibt auch die Berechtigung dieser Annahme. Sie gilt aber ganz gewiß nicht für das Aktogramm des schwärmunreifen Erdkäfers. Dieses muß unbedingt als Reaktion auf die abnormen Lichtbedingungen gewertet werden. Der freilebende Erdkäfer wird, bevor er zum Fliegen hervorkommt, also bereits schwärmreif geworden ist, nicht sehr viel und sicher nicht so viel Aktivität entfalten, wie es meine Versuchstiere taten.

11. Die Waldflieger.

Aktogramme der Käfer 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 in Abb. 6, 7, 8 und 13).

Alle bei der Eingruppierung als Waldflieger bezeichneten Käfer habe ich selbst gemeinsam mit Herrn Förster Braatz auf der oft genannten Hauptbeobachtungsschwärmbahn am Abend vor Beginn des Versuches vor einer, die Schwärmbahn überquerenden, Netzwand mit dem Schmetterlingsnetz gefangen. Für alle ist einwandfrei die rein waldwärts weisende Richtung ihres Fluges beobachtet worden. Käfer Nr. 11 macht insofern eine Ausnahme, als er nicht auf der Schwärmbahn, sondern vor dem Institut auf dem Schloßplatz gefangen wurde. Seine Zugehörigkeit zu den Waldfliegern steht jedoch außer Zweifel, denn er war der erste 1927 fliegend beobachtete Käfer; und zuerst sind natürlich alle überhaupt fliegenden Käfer Waldflieger.[2]) Sein Aktogramm befindet sich dementsprechend auch mit denen der anderen Waldflieger in völliger Übereinstimmung. Die für den Waldflieger typischen Aktogramme habe ich oben schon als Beispiele für gutes Schwärmzeitmarkieren beschrieben. Die Käfer von Abb. 6, 7 und 8 sind, außer den eben besprochenen Erdkäfern 2 und 3, sämtlich Waldflieger, und zwar sind es alle untersuchten Waldflieger.

Aus den Aktogrammen ergibt sich:

Alle Waldflieger halten deutlich eine abendliche Schwärmzeit ein. Außer dieser ohne Ausnahme vorkommenden Aktivitätsperiode zur Dämmerstunde tritt noch eine andere fast ebenso regelmäßig auf, die ebenfalls

[1]) Außer Käfer Nr. 1.

[2]) Im Sinne unserer Definition, d. h. zum Fraßort fliegende Käfer.

bereits oben erwähnte aktive Phase in den frühen Nachmittagsstunden, die besonders bei den Käfern 9, 10, 12, 13 deutlich ist. Die Aktivitätsperiode um die Dämmerungszeit entspricht vollkommen der Erwartung,

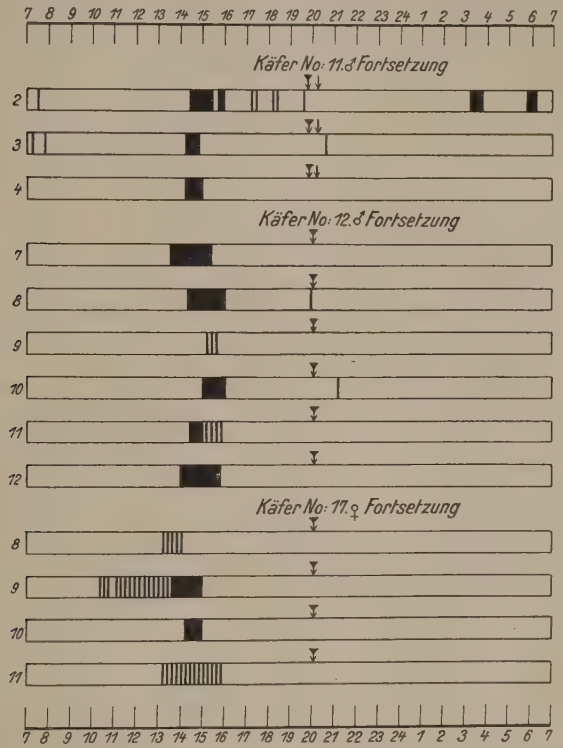


Abb. 13. Die Aktivitätsverteilung der Waldflieger während späterer Untersuchungstage (Übergang vom Waldflieger- zum Fraßkäferstadium).

Dargestellt sind hier spätere Aktogramme derselben Individuen, deren Verhalten während der ersten Versuchstage in Abb. 6 und 8, Käfer 11, 12. 17 wiedergegeben ist. Außer diesen sind noch Käfer 15 und 16 in Abb. 8 Beispiele für das Verhalten des Waldflieger. Diese Abbildung soll das charakteristische Verschwinden der abendlichen Schwärmphase beim Waldflieger bei längerer Untersuchung zeigen.

Käfer Nr. 11 ♂. Fortsetzung. Versuch vom 3. V. 7h—6. V. 7h 1927. (Versuchstag 2—4.) Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft.

Käfer Nr. 12 ♂. Fortsetzung. Versuch vom 11 V. 7h—18. V. 7h 1927. (Versuchstag 7—12.) Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch sehr lebhaft am Schluß.

Käfer Nr. 17 ♀. Fortsetzung. Versuch vom 14. V. 7h—18. V. 7h 1927. (Versuchstag 8—11.) Fensternische Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier unreif.

hatten wir doch gesehen, daß sie schon beim schwärmreifen Erdkäfer vorhanden ist, und ohne sie würde es ja überhaupt keine zur bestimmten Stunde auf der Schwärmbahn waldwärts fliegenden Käfer geben. Wie verhält es sich nun aber mit der Aktivitätsperiode um die Nachmittags-

zeit? Direkte Beobachtung der Käfer um diese Zeit lehrte, daß sich diese aktive Phase ebenso wie die abendliche in Flugversuchen äußerte, sich mithin in ihrer Form nicht von der eigentlichen Schwärmaktivität unterschied. Die direkte Beobachtung lehrte aber auch, daß diese Phase jedesmal durch die, durch das Fenster hereinscheinende, Nachmittagssonne ausgelöst wurde. Die Waldflieger zeigen demnach zwei Aktivitätsphasen:

1. Die durch den Sonnenschein hervorgerufene Aktivität am Nachmittag. Diese nenne ich heliogene Aktivität; sie könnte thermogener oder lucigener Natur sein, oder beides zugleich, worüber zurzeit noch keine Entscheidung zu fällen ist.[1])
2. Die durch die Dämmerung ausgelöste Aktivität am Abend. Diese nenne ich crepusculare Aktivität.

Beide Aktivitätsformen unterscheiden sich nicht in ihrer Auswirkung, wohl aber in ihrer kausalen Bedingtheit. Sie müssen sich aber auch irgendwie qualitativ unterscheiden, denn nur die crepusculare Aktivität enthält gewissermaßen eine Richtungskomponente. Nur sie drängt den Käfer nach der Schwärmbahn. Denn sonst müßten auch zur warmen Tageszeit am Nachmittag Käfer auf der Schwärmbahn fliegen, was nie beobachtet wurde. Über diesen Punkt wird im nächsten Abschnitt bei Besprechung der Fraßkäfer einiges gesagt werden. Zunächst ist hier auf eine andere Erscheinung hingewiesen, die ich bisher noch nicht erwähnt habe. Prüft man Waldflieger eine größere Reihe von Tagen hindurch, so macht man regelmäßig die Erfahrung, daß die crepusculare Schwärmphase nach einiger Zeit erlischt. In Abb. 13 habe ich die Aktogramme der Käfer 11, 12 und 17, die, wie man sich in Abb. 6 und 8 überzeugen kann, ganz ausgesprochen schwärmzeitaktiv waren, von den später folgenden Tagen wiedergegeben. Wie man sieht, ist die Schwärmzeit ganz verschwunden, was sich bei Käfer 12 auch schon auf Abb. 6 durch Abflauen der Schwärmaktivität am sechsten Beobachtungstage bemerkbar macht. Ich führte zuerst das meist recht unvermittelte Aufhören der Schwärmaktivität auf eine allgemeine Erschlaffung der Käfer zurück. Überraschend war dabei nur, daß die heliogene Aktivität keineswegs zurückging, sondern im vollen Umfange erhalten blieb. Überdies fraßen die Käfer noch regelmäßig und machten auch sonst in keiner Weise den Eindruck ermatteter Tiere. Ich war daher bald geneigt, in diesem Verhalten eine gewisse Gesetzmäßigkeit zu erblicken, eine Vermutung, die durch die Untersuchung der Fraßkäfer bestätigt werden konnte.

---

[1]) Für einen thermogenen Faktor spricht der Umstand, daß man flugunlustige Käfer durch Erwärmen zum Fliegen bewegen kann. Wir haben in Münden vielfach Käfer zu allen Tageszeiten in Massen zum Auffliegen gebracht, dadurch daß wir sie der Wirkung einer elektrischen Heizspirale aussetzten. Für lucigene Mitwirkung spricht die Tatsache, daß die Sonnenstrahlen selbst in der Morgenfrühe und ohne namhafte Temperaturerhöhung Bewegungen der Käfer auslösen.

12. Die Fraßkäfer.

(Aktogramme der Käfer 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, in Abb. 14 u. 15.)

Ich hatte mich schon lange gefragt, was denn aus der crepuscularen Aktivitätsperiode wird, wenn die Waldflieger, im Walde angekommen, zu Fraßkäfern werden. Wenn diese Aktionsphase erhalten blieb, dann mußten abends alle im Walde befindlichen Käfer herumfliegen. Die Beobachtung ergab keine Anhaltspunkte für diese Annahme. Eher war mir in früheren Jahren eine gewisse Unruhe der im Walde befindlichen Käfer am Nachmittag aufgefallen.

Die in Abb. 14 und 15 wiedergegebenen Aktogramme habe ich von Käfern erhalten, die im Walde gesammelt waren.[1]) Die Aktogramme zeigen:

1. Die Phase der crepuscularen Aktivität ist völlig verschwunden und nur die heliogene Aktivität ist übrig geblieben; sie ist bei beiden Geschlechtern noch vorhanden, nur bei den ♀♀ in etwas schwächerem Maße und mehr zerstreut.
2. Die Aktogramme der Fraßkäfer gleichen also vollkommen den Aktogrammen der Waldflieger aus späteren Untersuchungstagen (Abb. 13). So kann das oben besprochene bei längerer Untersuchungszeit regelmäßig eintretende Verschwinden der crepuscularen Phase beim Waldflieger als dessen psychische Umwandlung zum Fraßkäfer gedeutet werden.

Ich äußerte schon im vorigen Abschnitt, daß die beiden Aktivitätsformen nach einer Richtung offenbar qualitativ verschieden sind. Nur die crepusculare Aktivität enthält die Tendenz nach dem Walde. Die heliogene äußert sich nur durch erhöhte Beweglichkeit am Ort ohne den Drang, größere Strecken zu durchfliegen. Das geht daraus hervor, daß ein eigentliches Schwärmen am Nachmittag nicht zustande kommt. Tatsächlich werden ja auch die Käfer bereits am ersten Abend ihres oberirdischen Lebens durch die crepusculare Aktivität nach dem Walde hingeführt. Wie verhält es sich nun damit, daß meine Käfer mit Ausnahme des Käfers Nr. 11 die crepusculare Aktivität mehrere Tage lang zeigen, obwohl sie ja auch an dem Abend, an dem sie gefangen wurden, bereits geschwärmt hatten? Dabei kommen sie in der Natur doch nur einmal zum Schwärmen und sind bei diesem ersten Mal schon im Wald angekommen, wo die Schwärmtätigkeit erlischt. Ich vermute aber, daß sie vielleicht auch dort erst allmählich abklingt und halte es für möglich, daß sich an den ersten Abenden nach der Ankunft im Walde noch eine gewisse Unruhe bemerkbar macht. Vor allem aber vermute ich, daß man meine Versuchskäfer diese Phase länger beibehielten, als es den Verhältnissen im Frei-

[1]) Sie wurden alle am frühen Morgen des jeweiligen 1. Versuchstags in der Försterei Oberode bei Münden gesammelt.

leben entspricht, da sie durch die Entfaltung der Aktivität im Versuch nicht zu ihrem Ziel, dem Walde gelangten. Das tatsächliche Erreichen dieses Ziels mag viel zum Erlöschen des Triebes beitragen. In den von mir untersuchten Fällen verschwindet die crepusculare Aktivität im Aktographen nach längstens 6—7 Tagen, meist früher und einmal bereits nach einem Tag. Dagegen blieb die heliogene Aktivität stets bis zum Schluß der Versuche erhalten.

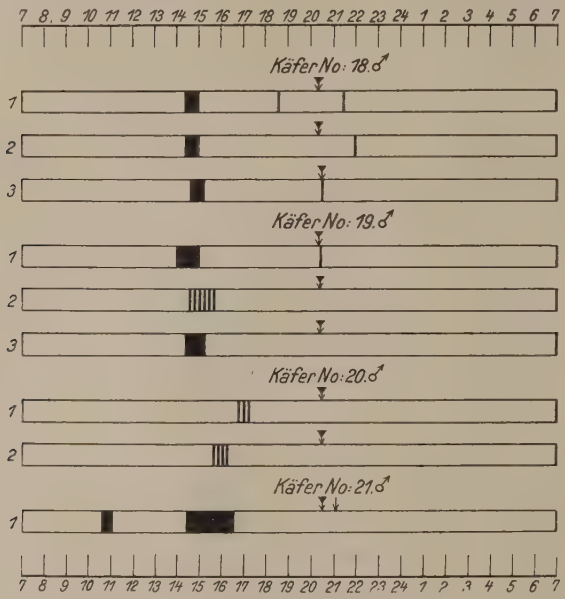


Abb. 14. Die Aktivitätsverteilung der Fraßkäfer ♂♂.

Käfer Nr. 18 ♂. Versuch vom 25. V. 7h—28. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 14°. Gefüttert. Noch sehr lebhaft.
Käfer Nr. 19 ♂. Versuch vom 25. V. 7h—28. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 14°. Gefüttert. Noch sehr lebhaft.
Käfer Nr. 20 ♂. Versuch vom 28. V. 7h—30. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch sehr lebhaft.
Käfer Nr. 21 ♂. Versuch vom 30. V. 7h—31. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch sehr lebhaft.

Eine Bestätigung der hier vorgetragenen Anschauungen erhielt ich auch durch Großversuche, die in Münden mit Tausenden gezeichneter Käfer angestellt wurden:

1. Einige Hundert im Walde gesammelter Fraßkäfer wurden in einem $6 \times 6 \times 6$ m großen Netzkäfig im Garten von Prof. Rhumbler gehalten. Sie waren in der Mittags- und Nachmittagssonne größtenteils in lebhafter Bewegung. Zur abendlichen Schwärmstunde begannen aber nur 2—3 Individuen für kurze Zeit zu fliegen. Die

andern regten sich nicht, obwohl der Käfer direkt in der Schwärmbahn stand, auf der wilde Käfer schwärmten.

2. 1926 und 1927 wurden sehr oft, zeitweise täglich, abends zur Schwärmzeit etwa 400 gezeichnete Käfer beiderlei Geschlechts auf oder in unmittelbarer Nähe der Schwärmbahn, feldwärts von der Beobachtungsstation, fliegen gelassen. Die Käfer waren im Walde ge-

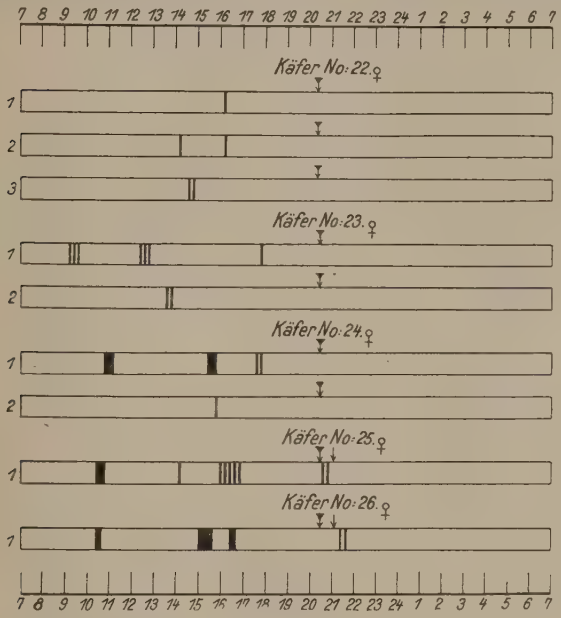


Abb. 15. Die Aktivitätsverteilung der Fraßkäfer ♀♀.

Käfer Nr. 22 ♀. Versuch vom 25. V. 7h—28. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 14°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier unentwickelt.

Käfer Nr. 23 ♀. Versuch vom 28. V. 7h—30. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch sehr lebhaft. Eier unreif.

Käfer Nr. 24 ♀. Versuch vom 28. V. 7h—30. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier unreif.

Käfer Nr. 25 ♀. Versuch vom 30. V. 7h—31. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier unreif.

Käfer Nr. 26 ♀. Versuch vom 30. V. 7h—31. V. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier $^1/_4$ entwickelt.

sammelt worden und wurden durch die genannte Heizspirale zum Auffliegen gebracht. Dabei erschienen von ihnen nur ganz vereinzelte Individuen, von Hunderten kaum 2 oder 3, an der Fangstelle auf der Schwärmbahn. Ihr erzwungener Flug war also richtungslos. Man muß dabei bedenken, daß von wilden echten Waldfliegern nur ganz wenige außerhalb der Schwärmbahn oder in diffuser Richtung fliegen.

3. Im Walde gesammelte Käfer wurden irgendwo im Gelände ausgesetzt, immer ca. 500 an einer Stelle. Diese wurden, wenn überhaupt, noch nach längerer Zeit an der Stelle ihrer Aussetzung wiedergefunden, auch wenn diese Stelle nicht im Walde lag. Ihre Identität konnte stets konstatiert werden, da die Käfer jeden Tag auf andere Weise gezeichnet worden waren. Der Fraßkäfer schwärmt nicht mehr, sondern frißt an Ort und Stelle, und wenn es nur Gras ist. (Graßfressen ist mehrfach in der Gefangenschaft von mir beobachtet.)

Es muß noch auf einen Punkt eingegangen werden: Ich hatte unterstellt und bewiesen, daß die crepusculare Phase der gekäfigten Käfer mit der echten Schwärmperiode im Freien identisch ist. Dasselbe gilt auch von der heliogenen Aktivität insofern, als im Freien auch überhaupt diese Form auftritt. Anders liegt es aber mit der Frage nach ihrer Zeit. Die Zeit ihres Auftretens im Aktographen hängt von der zufälligen Zeit ab, zu der die Sonne zum Fenster hereinschien und kann demnach mit der Zeit ihres Auftretens im Walde gar nicht übereinstimmen. Im Walde wird sie nach dem zufälligen Aufenthaltsort des einzelnen Käfers verschieden sein. Jedenfalls ist sie immer an die wärmsten bezw. hellsten Tagesstunden gebunden und dürfte deshalb meist im Freileben etwas früher zustande kommen als in meinen Versuchen. Auch hierzu hat mir Herr Prof. Rhumbler eine Notiz aus seinem Beobachtungsheft zur Verfügung gestellt. „20. Mai 1926. Zwischen Roter Wand und Hemeln gegen 1 Uhr in der Sonne mehrfach (ca. 16 im ganzen) schwärmende Maikäfer an Baumrändern gesehen. 5. VI. 1926 desgleichen zwischen 12 und 1 Uhr bei Ramsbeck (Kreis Meschede, Westfalen) ziemlich viele Maikäfer an Baumreihen entlang schwärmend.

Beide Beobachtungen auf Wagenfahrten und größeren Strecken.“ (Die für den 20. V. angegebene Örtlichkeit liegt bei Münden.)

13. Die Feldflieger.

(Aktogramme der Käfer 30 und 31 in Abb. 9 und 28, 29 in Abb. 16.)

Nach den im vorigen Abschnitt mitgeteilten Tatsachen muß es um so auffallender erscheinen, daß die verschwundene crepusculare Aktivität zum zweiten Male bei den Weibchen wieder erscheint, die zur Ablage ihrer Eier wieder zu Felde fliegen. Diese schwärmen im Freien zur selben Zeit wie die Waldflieger. Ihre aktographische Untersuchung ergab, wie nicht anders zu erwarten, ein Wiederauftreten der crepuscularen Phase. Die für Dämmerungsversuche (Abb. 9) benutzten Käfer Nr. 30 und 31 sind Feldflieger, zwei weitere, Nr. 28 und 29 (Abb. 16), ebenfalls. Auch diese Käfer wurden alle von mir selbst unter genauer Kontrolle ihrer Flugrichtung auf der Schwärmbahn gefangen. Ihre spätere Sektion ergab, daß sie reife oder fast reife Eier bei sich führten. Im Gegensatz

dazu waren alle weiblichen Waldflieger unreif, und von den weiblichen Fraßkäfern hatte nur einer zu etwa $^1/_4$ reife Eier.[1])

Dis crepusculare Aktivität tritt also in zwei Lebensstadien des Maikäfers in gleicher Weise auf. Verschieden aber ist das instinktpsycho-

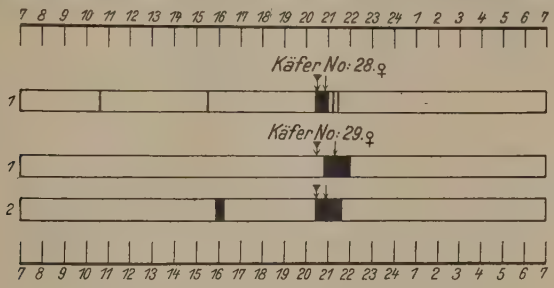


Abb. 16. Die Aktivitätsverteilung der Feldflieger (♀♀).

(Weitere Beispiele für die Aktivitätsverteilung bei den feldfliegenden ♀♀ finden sich in Abb. 9, Käfer 30 u. 31.)

Käfer Nr. 28 ♀. Versuch vom 5. VI. 7h—6. VI. 7h 1926. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier reif.

Käfer Nr. 29 ♀. Versuch vom 31. V. 7h—2. VI. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15—17°. Gefüttert. Noch lebhaft. Eier fast reif.

logische Zustandekommen beider Formen. Die erste, wenn man so will, positiv silvotaktische Phase ist wahrscheinlich durch Hunger und Begattungstrieb, die zweite negativ silvotaktisch gerichtete wohl sicherlich durch den erwachenden Legetrieb hervorgerufen.

Das Wiederauftreten der Schwärmaktivität in der zweiten, der negativ silvotaktischen, Form ist natürlich an das weibliche Geschlecht ge-

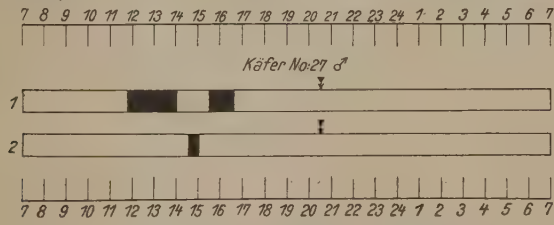


Abb. 17. Die Aktivitätsverteilung bei einem feldfliegenden ♂.

Käfer Nr. 27 ♂. Versuch vom 4. VI. 7h—5. VI. 7h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Noch sehr lebhaft.

bunden. Allerdings erschienen ab und zu vereinzelte ♂♂ als Feldflieger am Schwärmbahnnetz. Einen dieser „unprogrammäßigen" Käfer habe ich einer Untersuchung unterzogen, deren Ergebnis Abb. 17 veranschaulicht. Das Tier verhielt sich wie ein ausgesprochener Fraßkäfer, d. h. nur die

[1]) Zufällig habe ich nur weibliche Fraßkäfer geprüft, die ganz oder fast ganz unreif waren. Es ist deshalb nicht zu unterscheiden, ob die Schwärmaktivität mit dem allmählichen Reifen der Eier allmählich oder plötzlich wiederkehrt.

heliogene Aktivität ist bemerkbar. Diese feldfliegenden Männchen mögen Käfer sein, die erst kürzlich vom Waldflieger zum Fraßkäfer geworden, noch abends eine gewisse Unruhe an sich haben und dann herumfliegen, wobei sie zufällig auf die Schwärmbahn geraten. Unser Beobachtungsposten lag ziemlich nahe am Walde (ca. 30 m entfernt).

14. Die sekundären Erdkäfer.

(Aktogramm des Käfers Nr. 32, Abb. 18.)

Echte sekundäre Erdkäfer, d. h. also beim Eierlegen in der Erde befindliche ♀♀ konnte ich nicht bekommen. Einer der auf der Schwärmbahn gefangenen Feldflieger zeigte aber in seinem aktographischen Verhalten so ungewöhnlich starke Unterschiede gegenüber allen bisher besprochenen Typen, daß ich ihn als besonders spät vom Walde auf-

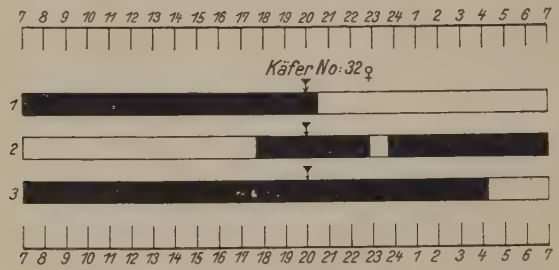


Abb. 18. Die Aktivitätsverteilung eines vermutlichen sekundären Erdkäfers. Käfer Nr. 32 ♀. Versuch vom 10. V. 7 h—13. V. 7 h 1927. Fensternische. Temperatur 15°. Gefüttert. Frißt kaum. Eier vollreif.

gebrochenen, schon physiologisch zum sekundären Erdkäfer gewordenen Feldflieger ansprechen zu müssen glaube. Seine Eier waren vollreif. Sein Aktogramm (Abb. 18) läst folgendes erkennen:

1. Die Aktivitätsmenge ist ungewöhlich hoch.
2. Die Aktivitätsmenge nimmt von Tag zu Tag zu und erreicht am dritten Tag den höchsten beim Maikäfer überhaupt beobachteten Stand.
3. Die Ruheperioden sind regellos verteilt. Es macht den Eindruck, als ruhe der Käfer nur bei absoluter Erschöpfung.

Durch direkte Beobachtung konnten die Ergebnisse des Aktogramms um die wichtige und interessante Tatsache vermehrt werden, daß der Käfer nicht rein volatorisch aktiv war, sondern auch Grabversuche machte. Auch hier wieder muß die Aktivitätsmenge als unnormal angesehen werden, hervorgerufen durch den immer stärkeren Drang nach Eiablage. Der Typus des Aktogramms nähert sich bei diesem Käfer wieder dem Typus des schwärmunreifen Erdkäfers (vgl. Abb. 12, Käfer 7). Zwischen beiden besteht aber der Unterschied: Die anormale Hyperaktivität des schwärm-

unreifen primären Erdkäfers ist lediglich lucifuger Natur. Die anormale Hyperaktivität dieses sekundären Erdkäfers ist von den Lichtverhältnissen ganz unabhängig (Aktivität kommt hier zu allen Tages- und Nachtstunden vor) und ihre Ursache ist in der weitfortgeschrittenen Eireife und dem Fehlen von Erde zum Eingraben zu suchen. In gewisser Weise aber mag die ungeheure Aktivitätsmenge doch einen Hinweis auf den, nach der vorangegangenen Nahrungsaufnahme, wieder gesteigerten Energieverbrauch des Feldfliegers bezw. sekundären Erdkäfers enthalten. Vermutlich ist bei letzterem die Aktivitätsmenge gegenüber dem Feldfliegerstadium weiter erhöht, wenn auch längst nicht in dem Maße wie im Experiment. Über das Vorhandensein oder Fehlen von crepuscularen oder heliogenen Reaktionen bei diesem Käfer kann nichts ausgesagt werden, da die starke Ausbreitung der Aktivität über alle Tageszeiten diese Verhältnisse vollkommen überdeckt.

Für die Beurteilung der in vorstehenden Kapiteln besprochenen Ergebnisse ist noch folgendes wichtig: Szymanski macht darauf aufmerksam, daß infolge einer sich bemerkbar machenden Initialerregung die erste Versuchszeit für die Beurteilung außer Betracht bleiben müsse. Dies Moment hat sich bei meinen Maikäfern nicht störend gezeigt. Fast alle kamen am Abend vor Beginn des Versuchs in ihren Versuchskäfig und zeigten morgens keinerlei Unruhe mehr. Nur die Fraßkäfer Abb. 14 und 15 kamen erst kurz vor Versuchsbeginn hinein, ohne aber besondere Initialerregung zu zeigen. Nur die anfängliche Aktivitätsperiode des Hirschkäfers, Abb. 10, 1. Versuchstag, ist wohl als solche zu deuten.

15. Gesamtdarstellung der Theorie über das periodische Auftreten verschiedener Aktivitätsformen und ihre Auslösung.

Am Ende unserer Untersuchungen angelangt, gebe ich einen Gesamtüberblick über die Theorie, die sich aus der Verknüpfung der beobachteten Tatsachen ergab. Wir unterschieden folgende in den Versuchen aufgetretene Aktivitätsformen:

I. Anormale Aktivität.
   1. Die Hyperaktivität des schwärmunreifen sekundären Erdkäfers als lucifuge Aktivität, die sich fossorisch äußert.
   2. Die Hyperaktivität des legereifen sekundären Erdkäfers, die sich ebenfalls teilweise fossorisch äußert.
   3. Die Hyperaktivität einiger dunkel gehaltener schwärmfähiger Waldflieger.
   4. Hypoaktivität anderer ebenso behandelter Waldflieger.

II. Normale Aktivität.
   1. Die heliogene Aktivität, die wahrscheinlich allen Imaginalstadien eigen ist und die einzige Aktivitätsform des Fraßkäfers ist (volatorisch).

2. Die crepusculare Aktivität, die in zwei Stadien auftritt, als
   a) positiv silvotaktische Aktivität beim schwärmreifen Erdkäfer und vor allem beim Waldflieger,
   b) negativ silvotaktische Aktivität beim Feldflieger ♀.

Auf diesen Ergebnissen fußend, kann man folgendes theoretische Bild des Ablaufs der Aktivitätsverhältnisse während des Imaginallebens des Maikäfers entwerfen:

Im Erdkäfer entsteht kurz vor dem Auskriechen aus der Erde etwa zur Zeit, zu der die von der Puppe gesammelte Harnsäure abgegeben wird, die crepusculare Aktivität, als der Instinkt, auf einen bestimmten Dämmerungsreiz hin zu fliegen, und zwar, durch Hunger und Begattungsdrang angetrieben, nach dem Walde, unter Benutzung der Schwärmbahnen. Ist der Käfer im Walde angekommen und zum Fraßkäfer geworden, so erlischt diese Aktivitätsform und nur die wahrscheinlich immer vorhandene heliogene Aktivität, die keinen Trieb zum Durchfliegen größerer Strecken umfaßt, bleibt allein übrig. Bei dem Männchen ist damit die Instinktentwicklung abgeschlossen. Bei dem Weibchen dagegen tritt nach erfolgter Begattung und Eireifung die crepusculare Aktivität in einer zweiten Welle wieder auf. Jedoch in der Form des durch den Einfluß des Legetriebs feldwärts gerichteten Fluges. Die Aktivität äußert sich beim eierlegenden sekundären Erdkäfer wieder teilweise fossorisch, wie beim schwärmunreifen primären Erdkäfer. Der Zyklus kann sich wahrscheinlich ein zweites oder vielleicht gar ein drittes Mal wiederholen.

Als wichtigstes praktisches Ergebnis meiner Untersuchungen betrachte ich die vollständige experimentell-analytische Bestätigung der auf anderem Wege durch die Mündener Maikäferuntersuchungen gewonnenen Ansichten über die Biologie der Maikäferimago. Dem durch Schwärmbahnbeobachtungen und Untersuchungen über die Eireifung festgestellten Lebenszyklus des Tieres entspricht genau der durch das Experiment festgestellte Triebzyklus. Auch methodisch scheint mir dies Ergebnis nicht unwichtig zu sein, zeigt es doch, daß eine mit geeigneten Mitteln durchgeführte Instinktanalyse sehr weitgehende Rückschlüsse auf den Lebensablauf eines Insekts erlaubt.

16. Vergleich mit den Aktivitätsphasen anderer Tiere.

Bei der Durcharbeitung der Versuchsergebnisse ergaben sich mancherlei Fragestellungen, die eine Betrachtung der Aktivitätsverhältnisse des Maikäfers von anderen Gesichtspunkten aus ermöglichten. Vor allem eine Vergleichung mit den Aktivitätsverhältnissen anderer Arten birgt lohnende Perspektiven. Szymanski unterscheidet monophasische und polyphasische Tiere, je nachdem, ob sich die Aktivität in einer großen Aktivitätsperiode oder in mehreren bezw. zahlreichen kleineren äußert. Er fand, daß monophasisch die vorwiegend optischen, polyphasisch die osmatischen und die

taktilen Tiere reagieren. Wie verhält es sich damit beim Maikäfer? Über die Phasenverteilung schwärmunreifer Erdkäfer können wir nichts wissen, da sie nicht normal reagierten (vgl. Abschnitt 10) Dagegen ist das Bild für die Waldflieger und Fraßkäfer ganz klar. Der Waldflieger ist diphasisch, der Fraßkäfer monophasisch. Szymanski gibt als diphasisch z. B. den Laubfrosch an, aber es besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen der Diphasie jener Art und der des Maikäfers. Die beiden Phasen des Laubfrosches kommen durch denselben adäquaten Reizkomplex zustande; dieser ist zu zwei verschiedenen Tageszeiten, morgens und abends gegeben. Die beiden Phasen des Maikäfers sind aber von zweierlei adäquaten Reizen bestimmt.

Auch Szymanski hat das Licht als adäquaten Reiz für das Zustandekommen z. B. der Monophasie des Kanarienvogels betrachtet und ebenfalls eine Parallelität zwischen Sonnenbewegung und Aktivitätszeit nachgewiesen. Zwischen dem Verhalten des Kanarienvogels und des Maikäfers besteht jedoch ein prinzipieller Unterschied: Der Kanarienvogel behielt seine Aktivitätsperiode, in Dunkelheit gebracht, für lange Zeit bei und verschob sie erst allmählich im Verlauf von 73 Tagen um einige Stunden. Im Gegensatz dazu wird die Aktivitätsverteilung des Maikäfers, soweit sie vom Licht beeinflußt ist, durch Verbringen in Dunkelheit sofort gestört. Der Unterschied ist in der Tat grundlegend. Obwohl durch Lichtabhängigkeit entstanden, ist die Phasenverteilung beim Kanarienvogel doch psychisch fixiert, während sie beim Maikäfer von der unmittelbaren Wirkung des adäquaten Reizes abhängt. Die auffallend geringe oder gar nicht vorhandene psychische Fixierung einer so intensiven Aktivitätsperiode wie der Schwärmzeit, hängt wohl damit zusammen, daß sie nur kurzdauernd im Instinktleben des Tieres auftritt, während die lichtabhängige Aktivitätsperiode beim Vogel schon jahrelang stattgefunden hatte. Auch für die Weinbergschnecke muß ich nach den Angaben Szymanskis eine psychische Fixierung der Phasenverteilung vermuten. Szymanski nennt als Reiz für die nächtliche und morgendliche Aktivität dieser Art die größere Feuchtigkeit in diesen Tagesstunden. Nach seiner Versuchsanordnung aber war wohl im Aktographen die Feuchtigkeit gleichbleibend. Da nun tatsächlich die Schnecke im Versuch die Aktivitätsverteilung beibehielt, muß diese wohl irgendwie festgelegt sein. Für die Ringelnatter hat Szymanski das vom Reiz unabhängige Festliegen der Aktivitätsphase ebenfalls nachgewiesen.

17. Die Ursachen der Aktivitätsäußerungen.

Wir haben bisher die Aktivität als etwas Gegebenes hingenommen. Es taucht aber hier eine weitere Frage auf: Aus welchen Antrieben bewegt sich der Käfer? Man kann sich a priori vorstellen: Aktivität als Folge des Hungers, des Begattungstriebes, des Ovipositionstriebes und als

Aktivität aus innerer Notwendigkeit.[1]) Es ist aber ungemein schwierig, sich theoretische Vorstellungen von der tatsächlichen konkreten Bedingtheit der verschiedenen Aktivitätsformen und -perioden zu machen. Klar erscheint die Hyperaktivität des sekundären Erdkäfers und die crepusculare Aktivität des Feldfliegers als Folge des Ovipositionstriebes. Aber wie steht es mit den anderen Aktivitätsformen? Ist die Schwärmaktivität des Waldfliegers eine unmittelbare Folge von Hunger und Begattungstrieb? Dem steht entgegen, daß auch gefütterte Käfer im Experiment schwärmen und daß die im Walde befindlichen Käfer, auch wenn sie zum großen Teil noch nicht kopuliert haben,[2]) den Schwärmtrieb verlieren. Man muß also doch wohl eine gewisse Festlegung des Aktivitätsbedürfnisses annehmen, obwohl wir sahen, daß eine psychische Fixierung der Zeit der Aktivität nicht besteht. Aber die Aktivität an sich ist wohl zum Teil Aktivität aus innerer Notwendigkeit, d. i. Entladung im Nervensystem vorhandener Impulse zu motorischer Energie. Die heliogene Aktionsphase ist ebenfalls wahrscheinlich als solche Aktivität aus innerer Notwendigkeit zu betrachten und der Sonnenschein nur als realisierender Faktor anzusehen.

Über Aktivität als Folge des Hungers beim Maikäfer wäre noch folgendes zu sagen. Der Maikäfer entfaltet bei der Nahrungsaufnahme nur geringe Aktivität. Die Versuchstiere saßen beim Fressen meist so ruhig, daß ihre Fraßperioden nicht vom Aktographen registriert wurden. Nur ein notwendiger Stellungswechsel markierte sich im Aktogramm durch einmaligen Ausschlag und ist die Ursache fast aller vorkommenden einmaligen Ausschläge. Ich habe beobachtet, daß die Tiere sowohl nachts wie am Tage fraßen und vermag auch aus der Verteilung der einmaligen Kurvenausschläge nichts Sicheres über etwaige Fraßperioden zu entnehmen. Sicher ist, daß die ausgesprochenen Aktivitätsperioden nichts mit der Nahrungsaufnahme zu tun haben. Hier befinden sich meine Versuchsergebnisse in einem gewissen Gegensatz zu denen von Szymanski an anderen Tieren, bei denen die Fraßtätigkeit zum Teil die Hauptform der Aktivität war.

18. Über die Aktivitätsmenge.

Die Frage nach der Aktivitätsmenge habe ich bisher nur andeutungsweise berührt. Wie die Aktogramme zeigen, kann durch abnorme Reiz-

[1]) Szymanski versteht unter dem Prinzip der Aktivität aus innerer Notwendigkeit die Bewegung aus rein vom Nervensystem, ohne äußere Reize, wie Hunger, Licht, Wärme, ausgehenden Impulsen. Er erschließt ihr Vorhandensein aus Beobachtungen, nach denen sich Tiere ohne irgendwelche Reizung gesetzmäßig bewegen, und die z. B. durch den Reiz Hunger hervorgerufene Bewegung unvergleichlich länger anhält, als es zur Stillung des Hungers notwendig ist. Auch die nach seinen Versuchen stets annähernd gleichbleibende Menge der täglichen Aktivitätszeit deutet er in diesem Sinne. Vgl. Szymanski l. c.

[2]) An dem im Walde gesammelten Käfer läßt sich die Nichtkopulation nicht nachweisen. Aber auch meine Versuchswaldflieger verlieren bei sonstigem Wohlbefinden und Erhaltung der heliogenen Aktivität die crepusculare Aktivität (Abb. 13); sie hatten in keinem Fall kopuliert.

Tabelle II.

Die Aktivitätsmengen der Waldflieger (vgl. Aktogramme Abb. 6 und 7).

d = Durchschnitt des einzelnen Tieres.

D = Gruppendurchschnitte.

Die hervorgehobenen Zahlen sind in Abb. 19 graphisch dargestellt.

(Erklärung der Berechnungsart im Text.)

Versuchstage, an denen mit Dunkelheit oder Dämmerung experimentiert wurde, wurden ausgeschaltet, da hierdurch die Aktivitätsmenge beeinflußt wurde.

Nr. des Käfers und Versuchstags		Volle Aktivität Min.	Schwache Aktivität Min.	Einzelne Ausschl. Anzahl	Gesamt-Aktivität %
8 ♂	1	30	160	7	5,7
	2	35	245	1	8,1
	d	32,5	207,5	4	7,0
9 ♂	1	145	—	3	10,1
	2	65	70	3	6,1
	d	105	35	3	8,1
10 ♂	1	245	260	2	23,3
	2	35	95	2	4,6
	d	140	177,5	2	13,8
11 ♂	1	200	—	—	13,9
12 ♂	1	225	70	—	17,2
	2	180	—	1	12,5
	3	85	20	1	6,4
	4	170	—	1	11,9
	5	225	—	—	15,6
	6	95	25	1	7,2
	d	160	19,2	0,7	11,6
D ♂♂		127,5	88,0	1,9	**10.9**
13 ♂	1	200	—	1	13,9
	2	345,0	—	6	24,0
	d	272,5	—	3,5	19,0
14 ♀	1	85	—	—	5,9
15 ♀	1	85	—	4	5,9
16 ♀	1	200	—	—	13,9
17 ♀	1	30	—	2	2,1
	2	30	—	—	2,1
	3	30	60	1	3,5
	7	30	—	—	2,2
	d	30	15	0,7	2,4
D ♀♀		134 5	3	1,6	**9.4**
D ♂♂ + ♀♀		131	45,5	1,8	10,2

Tabelle III.

Die Aktivitätsmengen der im Übergang vom Waldflieger zum Fraßkäfer befindlichen Tiere (vgl. Aktogramme Abb. 13).

(Weitere Erklärung bei Tabelle II und im Text.)

Nr. des Käfers und Versuchstags		Volle Aktivität Min.	Schwache Aktivität Min.	Einzelne Ausschl. Anzahl	Gesamt-Aktivität %
11 ♂	2	140	—	6	9,7
	3	135	—	3	9,3
	4	45	—	—	3,1
	d	106,5	—	3	7,4
12 ♂	7	105	—	—	7,3
	8	95	—	1	6,6
	9	—	30	—	0,7
	10	60	—	1	4,2
	11	35	40	—	3,2
	12	105	—	—	7,3
	d	66,3	11,6	0,3	4,8
D ♂♂		85,6	5,8	1,6	**6,1**
17 ♀	8	—	50	—	1,2
	9	85	145	1	9,2
	10	45	—	—	3,1
	11	—	155	—	3,0
	d	32,5	87,6	0,3	**4,3**
D ♂♂ + ♀♀		59,0	43,4	0,9	5,1

komplexe eine starke Veränderung derselben hervorgerufen werden. Dies Ergebnis steht in voller Übereinstimmung mit dem Verhalten anderer Tiere. Als auffallend muß hervorgehoben werden, daß Dunkelhaltung auf die in normalen Lichtbedingungen gleichmäßig reagierenden Waldflieger verschieden einwirkte und sie teils durch Vermehrung, teils aber durch Verminderung der Aktivitätsmenge reagierten. Für dies Verhalten habe ich keine Erklärung, es sei denn, man wolle die Tatsache heranziehen, daß einige davon (Nr. 15 u. 16) in der photographischen Dunkelkammer geprüft wurden, wo möglicherweise andere physikalische Verhältnisse herrschten.

Auch die Frage nach dem Einfluß der Temperatur auf die Aktivitätsmenge muß ich hier ganz unbeantwortet lassen. Zwar wurde die Temperatur bei jedem Versuch gemessen, aber nur von dem Gesichtspunkt aus, sie in den normalen Lebensgrenzen des Maikäfers zu halten. Wir hatten eine heliogene Aktivitätsperiode um die wärmste Tageszeit nachweisen können. Diese ist aber keinesfalls eine Funktion der Temperatur in dem Sinne, als trete sie nur bei einer bestimmten Temperatur auf. Sie tritt vielmehr bei ganz verschiedenen Temperaturen auf und bevorzugt nur die wärmste

Tabelle IV.

Die Aktivitätsmengen der Fraßkäfer (vgl. Aktogramme Abb. 14 und 15).

(Weitere Erklärung bei Tabelle II und im Text.)

Nr. des Käfers und Versuchstags		Volle Aktivität Min.	Schwache Aktivität Minuten	Einzelne Ausschl. Anzahl	Gesamtaktivität %
18 ♂	1	35	—	2	2,4
	2	35	—	1	2,4
	3	35	—	1	2,4
	d	35	—	1,3	2,4
19 ♂	1	60	—	1	4,2
	2	—	60	—	1,3
	3	50	—	—	3,4
	d	36,6	20	0,3	3,0
20 ♂	1	—	25	—	0,6
	2	—	35	—	0,8
	d	—	30	—	0,7
21 ♂	1	140	—	—	9,7
D ♂♂		52,9	12,5	0,4	**3,9**
22 ♀	1	—	—	1	0,0
	2	—	—	2	0,0
	3	—	15	—	0,3
	d	—	5	1	0,2
23 ♀	1	—	50	1	1,2
	2	—	15	—	0,3
	d	—	32,5	0,5	0,8
24 ♀	1	50	15	—	3,8
	2	—	—	1	0,0
	d	25	7,5	0,5	1,9
25 ♀	1	25	75	1	3,4
26 ♀	1	70	15	—	1,2
D ♀♀		24	27	0,6	**2,3**
D ♂♂ + ♀♀		38,4	19,7	0,5	3,1

Tageszeit. Es ist bekannt, daß die tierische Bewegung nach Intensität und Schnelligkeit nach bestimmten, mathematisch formulierbaren Gesetzen von der Temperatur abhängt.[1]) So mögen auch beim Maikäfer sowohl die Intensität der Bewegung wie die Gesamtmenge der Bewegung durch

[1]) Vgl. Kanitz, Temperatur und Lebensvorgänge, Berlin 1915, Bornträger, und besonders Janisch, Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin 1927, Springer.

Tabelle V.

Die Aktivitätsmengen der Feldflieger (vgl. Aktogramm Abb. 16).

(Weitere Erklärung bei Tabelle II und im Text.)

Nr. des Käfers und Versuchstags	Volle Aktivität Min.	Schwache Aktivität Minuten	Einzelne Ausschl. Anzahl	Gesamtaktivität %
28 ♀ 1	35	25	2	3,0
29 ♀ 1	70	—	—	4,8
2	85	—	—	5,9
d	77,5	—	—	5,4
30 ♀ 1	60	—	—	4.2
2	125	25	—	9,3
4	120	—	1	3,8
7	50	—	2	3,4
d	88,8	6,2	0,7	6,3
31 ♀ 1	55	—	1	3,8
3	45	395	—	12,3
d	50	197,5	0,5	8,0
D ♀♀	62,8	57,2	0,8	**5,7**

die Temperatur beeinflußt werden. Jedoch konnte ich aus meinem Material keine genügenden Anhaltspunkte dafür finden. Zwar sind die Erdkäfer mit abnorm hoher Aktivitätsmenge bei der hohen Temperatur von 20° gehalten. Aber die schwärmreifen, crepusculare Aktivität zeigenden Erdkäfer 2 und 3 wurden bei derselben Temperatur gehalten. Und um wie viel geringer ist deren Aktivitätsmenge! Die hohe Temperatur hat den lucifugen Käfern zwar die größere Aktivitätsmenge ermöglicht, sie hat aber diese nicht hervorgerufen.

Um einen Vergleich der Aktivitätsmengen der verschiedenen Maikäfer untereinander und mit anderen Tieren zu ermöglichen, habe ich in den Tabellen II bis V zahlenmäßige Werte dafür niedergelegt.[1]) Ich folgte dabei nicht der von Szymansky benutzten Methode. Sein aus der Anzahl der aktiven Stunden a und der Ruhestunden 24—a gebildeter Quotient $Q = \frac{a}{24 - a}$ läßt die konkrete Aktivitätsmenge nicht auf den ersten Blick erkennen. Eine tägliche Aktivität von 0 — 12 Stunden wird so durch Zahlen zwischen 0 und 1, Aktivität von 12 bis 24 Stunden durch Zahlen von 1 bis ∞ ausgedrückt. Das erschwert den Überblick und Vergleich. Ich drücke deshalb die Aktivität einfach in Prozenten

[1]) In die Tabellen habe ich nur die als normal zu betrachtenden Aktivitätsmengen der Waldflieger, Fraßkäfer und Feldflieger aufgenommen. Die anormalen Verhältnisse bei primären und sekundären Erdkäfern bleiben unberücksichtigt.

der Untersuchungszeit aus, also ein Tier mit 12 Stunden hat 50 % Aktivität, mit 24 Stunden 100 %. In den Tabellen habe ich in der ersten Spalte die volle Aktivität in Minuten pro Tag angegeben (Kurventypus a von Abb. 5), in der zweiten Spalte dasselbe für die herabgesetzte Aktivität (Kurventypus b Abb. 5) und in der dritten die Anzahl der einzelnen Ausschläge. Aus diesen Zahlen habe ich die prozentuale Gesamtaktivität berechnet. Es ging natürlich nicht an, die schwache Aktivität für die Berechnung der vollen gleichzusetzen. Deshalb habe ich sie nur mit $^1/_3$ ihrer Minutenzahl in die Rechnung eingesetzt. Diese Reduktionszahl

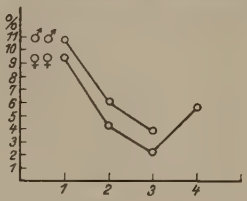


Abb 19. Die quantitative Entwicklung der Aktivität während des Imaginallebens. (Vgl. Tabelle II—V.)
Auf der Ordinate ist die durchschnittliche Aktivitätsmenge der aufeinanderfolgenden instinktpsychologisch verschiedenen Imaginalstadien in Tagesprozenten dargestellt, für ♂♂ und ♀♀ getrennt. Auf der Abszisse erscheinen die Imaginalstadien.
1 = Waldflieger (aus Tabelle II).
2 = Übergangskäfer (vom Waldflieger zum Fraßkäfer; aus Tabelle III).
3 = Fraßkäfer (aus Tabelle IV).
4 = Feldflieger (nur ♀♀; aus Tabelle V).
(Die abnormen Verhältnisse, die bei den Erdkäfern und in Dunkelheits- und Dämmerungsversuchen auftreten, sind außer Betracht gelassen.) — Weitere Erklärung im Text.

gründet sich auf den Befund, daß durchschnittlich bei der als Vollaktivität bezeichneten Kurvenform dreimal soviel Ausschläge pro Zeiteinheit vorhanden sind als bei der als herabgesetzte Aktivität bezeichneten Kurvenform.[1]) Die einmaligen Ausschläge sind für die Berechnung ganz unberücksichtigt gelassen, da sie das Resultat fast gar nicht verändern würden.

Beispiel für die Berechnung der Aktivitätsprozente:

Tabelle II. Käfer Nr. 8 ♂. Erster Versuchstag.

30 Minuten Vollaktivität, 160 Minuten herabgesetzte Aktivität.

$$p = \frac{(30 + \frac{160}{3}) . 100}{24 . 60} = 5{,}7$$

Also 5,7 % Gesamtaktivität am 1. Versuchstag.

Die Tabellen gewähren mancherlei interessante Aufschlüsse.

Ich setze die Durchschnittsergebnisse nochmals hierher:

Käferstadium	♂♂	♀♀
Waldflieger	10,9	9,4
Übergangskäfer	6,1	4,3
Fraßkäfer	3,9	2,3
Feldflieger	—	5,7

[1]) Die Kurven in Abb. 5 sind Extreme.

Aus diesen Zahlen ergibt sich:

1. Die prozentuale Aktivitätsmenge ist bei allen Kategorien durchschnittlich bei den ♂♂ größer als bei den ♀♀.
2. Sie ist bei den Waldfliegern (Tab. II) erheblich größer als bei den Fraßkäfern (Tab. IV), während die im Übergang vom Waldflieger zum Fraßkäfer befindlichen Tiere (Tab. III) eine dazwischen liegende Aktivitätsmenge zeigen. Hierin markiert sich der Ausfall der crepuscularen Phase.
3. Bei den feldfliegenden Weibchen nimmt die Aktivitätsmenge wieder zu (Wiedererscheinen der crepuscularen Phase, Tab. V).

Die Abbildung 19 ist eine graphische Darstellung dieser Ergebnisse. Sie macht den bedeutenden Abfall der Aktivitätsmenge im Fraßkäferstadium und ihren Wiederanstieg bei den Feldfliegern ersichtlich. Da die natürliche Aktivitätsmenge schwärmunreifer Erdkäfer und sekundärer Erdkäfer nicht festgestellt werden konnte, so kann die Kurve nicht nach beiden Seiten fortgesetzt werden. Sie würde sich aller Wahrscheinlichkeit nach als eine Art Sinuskurve darstellen, deren Maxima bei den Waldfliegern und den Feldfliegern bis sekundären Erdkäfern lägen, während die Minima von den primären Erdkäfern und den Fraßkäfern eingenommen würden.

Szymanski hat bei seinen Untersuchungen die Beobachtung gemacht, daß die Aktivitätsperioden einander ergänzen. Nimmt eine Periode ab, so nehmen andere zu, so daß die Gesamtmenge der Aktivität immer gleich bleibt. Diese Beobachtung kann für den Maikäfer zunächst nicht bestätigt werden. Der Ausfall der crepuscularen Aktivität wird nicht durch vermehrte heliogene Aktivität ausgeglichen, sondern die Aktivitätsmenge nimmt ab. Trotzdem mag der Gesamtenergieverbrauch immerhin gleich bleibeu, denn die von meinen Apparaten verzeichnete Aktivität ist fast oder ganz ausschließlich die in Ortsbewegung übergehende motorische Energie. Die Energie, die für Fressen und Verdauen aufgewandt wird, bleibt unberücksichtigt. Diese aber ist natürlich beim Fraßkäfer stark erhöht und sie ist es, die an Stelle der crepuscularen Aktivität tritt. So wird man trotz des verschiedenen Befundes möglicherweise eine quantitativ gleichbleibende motorische Energie annehmen können.

Zum Schluß möchte ich noch einen kurzen Überblick über das Verhältnis der Gesamtaktivitätsmenge beim Maikäfer zu der anderer Tiere geben. Zu dem Zweck habe ich die Beweglichkeitsquotienten Szymanski's in Aktivitätsprozente umgerechnet.

Es haben eine durchschnittliche tägliche Aktivität in Prozenten:

Regenwurm	54,3	Goldfisch	33,3—100
Weinbergschnecke . .	42,9	Laubfrosch	14,5
Flußkrebs	31,5	Ringelnatter	9,9
Küchenschabe	22,5	Kanarienvogel	45,9
Schmeißfliege	44,7	Weiße Maus	50,9

Graue Maus	42,9	Katze	18,7
Tanzmaus	58,4	Hund	28,0
Weiße Ratte	42,2	Säugling	43,2
Kaninchen	50,7		

Es fällt sofort auf, daß diese Tiere fast alle bei weitem den Maikäfer übertreffen. Die höchste Aktivitätsmenge bei diesem, die der männlichen Waldflieger, beträgt durchschnittlich nur 10,9 %. Zum Teil liegt diese niedrige Zahl daran, daß in ihr wie erwähnt die Aktivität der Nahrungsaufnahme nicht mit enthalten ist, während gerade diese bei manchem der oben aufgeführten Arten einen erheblichen Prozentsatz ausmachen dürfte. Rechnete man aber selbst noch 100 % dafür hinzu, so gehörte der Maikäfer immer noch zu den wenig aktiven Tieren, er erreichte dann etwa die Aktivitätsmenge der Küchenschabe. Ich möchte aber dazu bemerken, daß eine unmittelbare Vergleichung der durch das Experiment gewonnenen Aktivitätsmenge verschiedener Tiere nicht immer richtig ist. Z. B. ist die Weinbergschnecke, bei der hohe Feuchtigkeit Bedingung für das Zustandekommen der Aktivität ist, stets bei Feuchtigkeit gehalten worden; sie konnte also das Höchstmaß der ihr überhaupt möglichen Aktivität entfalten. Die anderen Tiere aber, deren Aktionen durch andere Momente bedingt sind, befanden sich nicht immer in optimalen Bedingungen. Die Ringelnatter hatte nicht immer die hohe Mittagswärme, die Schabe nicht immer Dämmerung um sich. Aus dieser Überlegung heraus glaube ich, daß die Persistenz der Lebensgewohnheiten ungleichmäßig ist. Es scheint mir für alle Fälle gesichert, daß die Aktivitätsphasen qualitativ und in ihrer zeitlichen Verteilung im Experiment persistieren. Aber es scheint mir ebenso sicher zu sein, daß sie quantitativ nicht immer persistieren. Hier kommt es auf die Bedingungen an, die im Experiment herrschen und auf ihr Verhältnis zu den optimalen und normalen Lebensbedingungen des Tiers.

So möchte ich auch meine Angaben über die Aktivitätsmenge des Käfers und ihre periodische Änderung nur als relativ betrachtet wissen. Absoluten Wert haben die Zahlen nicht.

19. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die zur Abendstunde auf den „Schwärmbahnen" fliegenden Maikäfer beginnen ihren Flug mit so großer Regelmäßigkeit, daß nach einer Zeitmarke für das Erwachen des Schwärmtriebes gesucht werden muß.
2. Vergleichen des Schwärmtriebes mit der Zeit des Sonnenuntergangs und Messung der Lichtintensität beim Erscheinen der Käfer auf der Schwärmbahn machen es wahrscheinlich, daß ein bestimmter Dämmerungsgrad das Schwärmen auslöst.

3. Dies kann durch aktographische Untersuchungen bewiesen werden. Die Beweisargumente sind:
   a) Im Aktographen wird ebenfalls eine deutliche Schwärmperiode markiert, obwohl die andere sich bietende Erklärungsmöglichkeit, der abendliche Bergwind, hier ausscheidet.
   b) Im Aktographen schwärmen die Käfer durchweg etwas früher als am gleichen Tag im Freien, was damit im Einklang steht, daß es im Zimmer früher dämmerig wird.
   c) Durch dauernde Dunkelheit kann das Schwärmen verhindert werden. Nach Wiederherstellung normaler Bedingungen tritt es zur Schwärmstunde wieder ein.
   d) Durch künstliche Dämmerung kann das Schwärmen experimentell zu anderen Tagesstunden hervorgerufen werden.
4. Verschiedene Versuche und Freilandbeobachtungen machen es wahrscheinlich, daß der Schwärmtrieb auf einen bestimmten Dämmerungsreiz eine bei Lamellicorniern weiter verbreitete Erscheinung ist.
5. Die Maikäfer zeigen den Schwärmtrieb nicht während ihrer ganzen Lebensdauer.
6. Außer ihm kommen noch andere typische Aktivitätsperioden und -formen vor.
7. Nach dem Auftreten und Nichtauftreten der Schwärmaktivität und dem Vorhandensein und Fehlen anderer Aktivitätsperioden läßt sich eine Gruppierung der untersuchten Käfer vornehmen, die einer Gruppierung nach den verschiedenen Perioden des Imaginallebens genau entspricht.
8. Die beiden Hauptformen der Aktivität sind:
   a) Die thermogene Aktivität, die sich durch erhöhte Beweglichkeit während der wärmsten Tagesstunden äußert und allen Imaginalstadien eigen ist. Sie enthält keine Richtungskomponente.
   b) Die crepusculare Aktivität, die sich durch Schwärmen auf der Schwärmbahn äußert und durch die Dämmerung ausgelöst wird. Sie tritt bereits beim schwärmreifen Erdkäfer auf, verliert sich beim bereits nach dem Walde geflogenen Fraßkäfer und kehrt in einer zweiten Welle beim legereifen zu Felde fliegenden ♀ zurück.
9. Durch anormale Versuchsbedingungen können verschiedene Formen anormaler Hyper- und Hypoaktivität hervorgerufen werden.
10. Die Ergebnisse der aktographischen Untersuchung bestätigen die auf anderem Wege gefundenen Ansichten über die Biologie der Maikäferimago.
11. Der Maikäfer gehört zu den Tieren mit sehr geringer lokomotorischer Aktivität.

12. Die lokomotorische Aktivitätsmenge unterliegt ebenfalls einem gesetzmäßigen Wechsel innerhalb des Lebenszyklus. In ihr macht sich der Ausfall und das Wiederauftreten der crepuscularen Aktivität bemerkbar.
13. Sie ist bei den ♂♂ stets größer als bei den ♀♀.

* * *

Es bleibt mir noch übrig, allen denen, die mir bei dieser Arbeit Förderung angedeihen ließen, auch an dieser Stelle Dank zu sagen. In erster Linie habe ich Herrn Prof. Rhumbler zu danken, der mich auf den Fragenkomplex aufmerksam machte und den Fortgang der Arbeit mit stets gleichbleibendem liebenswürdigen Interesse verfolgt hat. Ihm verdanke ich auch den Hinweis auf die Methodik Szymanskis. Herr Förster Braatz, Hann. Münden, hat durch seine allzeit selbstlose Hilfsbereitschaft in allen technischen Fragen viel zum Gelingen der Versuche beigetragen. Er hat auch die Nachkonstruktion der Apparate übernommen und diese teilweise mitbedient.

Experimentell-biologische Untersuchungen über *Dermestes lardarius* L. und *Dermestes vulpinus* F.

Ein Beitrag zur Frage nach der Inkonstanz der Häutungszahlen bei Coleopteren.

Von

Joachim Kreyenberg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin.)

(Mit 22 Abbildungen.)

Einteilung des Stoffes.

A. Material und Technik.
B. Spezieller Teil.
I. Morphologie.
1. Morphologie des Eies.
2. Morphologie der Larve.
a) I.—VII. bezw. VIII. Larvenstadium.
b) Zusammenfassung der Unterschiede der Larvenstadien von *Dermestes lardarius* L. (a) und *Dermestes vulpinus* F. (b).
c) Erwachsene Larve.
d) Der larvale Darm.
3. Morphologie der Puppe.
II. Biologie.
1. Biologie der Imago.
a) Lebensweise der Imagines.
b) Kopulation.
c) Eiablage.
d) Reaktion der Imago auf äußere Reize.
2. Embryonale Vorgänge.
3 Biologie der Larve.
a) Schlüpfen der Junglarve.
b) Lebensweise der Larve bis zur vorletzten Häutung.
c) Lebensweise der Larve nach der vorletzten Häutung.
4. Biologie der Puppe.
5. Biologie des Jungkäfers.
III. Einfluß innerer und äußerer Faktoren auf die Zahl und Dauer der Larvenhäutungen.
1. Abhängigkeit der Häutungszahlen vom Geschlecht.
2. Abhängigkeit der Häutungszahlen von der Temperatur.
3. Versuche über die Abhängigkeit der Häutungszahlen von der Feuchtigkeit der Umgebung.
4. Versuche über Einfluß der Ernährung auf die Häutungszahlen.
C. Literaturverzeichnis.

Vorliegende Arbeit wurde unternommen, um die erst wenig bekannte Biologie der beiden schädlichen *Dermestiden Dermestes lardarius* L. und *Dermestes vulpinus* F. zu klären. Es ist bekannt, das die *Dermestes*-Arten zu denjenigen Coleopteren gehören, deren Larven eine inkonstante Zahl von Häutungen durchlaufen. Es war mir vor allem die Aufgabe gestellt, experimentell zu untersuchen, von welchen inneren und äußeren Faktoren die Häutungszahl abhängig ist. Um diese Fragen beantworten zu können, erwies es sich als wünschenswert und notwendig, vorher die Morphologie und Biologie der Larven zu untersuchen. Die Morphologie der Larve und Puppe wird in älteren, teilweise ungenauen Beschreibungen behandelt, die der Nachprüfung und Erweiterung bedurften.

Die vorliegende, biologisch-experimentelle Untersuchung wurde im zoologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin in der Zeit vom Frühjahr 1926 bis September 1927 ausgeführt.

Ich möchte nicht versäumen, Herrn Prof. R. Heymons und Herrn Prof. H. von Lengerken für die zahlreichen Anregungen und wertvollen Ratschläge, die sie mir im Laufe der Untersuchung zuteil werden ließen, auch an dieser Stelle zu danken.

Den Herren vom Museum für Naturkunde zu Berlin, Kustos und Professor Dr. H. Kuntzen sowie Kustos und Professor Dr. H. Bischoff danke ich für ihre Bemühungen, mir schwer zugängliche Literatur zu verschaffen..

A. Material und Technik.

Mein Zuchtmaterial beschaffte ich mir aus dem Zoologischen Museum zu Berlin. Ich sammelte am 9. April 1926 etwa 50 Stück *Dermestes lardarius* L. auf dem Skelettboden des Museums. *Dermestes vulpinus* F. wurde mir am 6. Mai 1926 freundlicherweise vom Zoologischen Museum im Larven-, Puppen- und Imaginalstadium zu Zuchtzwecken überlassen. Die verschiedenen Stadien befanden sich an einem eingesandten Kuduantilopenskelett aus dem früheren deutschen Schutzgebiet Deutsch-Südwest-Afrika.

Für morphologische Untersuchungen stand mir stets lebendes Material zur Verfügung. Es erübrigte sich, auf die Morphologie der beiden Imagines-Arten einzugehen, da sich in jedem neueren, systematischen Werke zuverlässige Beschreibungen beider Käferarten befinden. Zum Studium der Chitinteile der Larve wurden die Objekte vorerst in verdünnter Kalilauge gekocht und dann, soweit es nötig war, mit Nelkenöl aufgehellt.

Zur Herstellung der Schnittserien des larvalen Darmes bewährte sich am besten die Fixierung des Totalpräparates nach Petrunkewitsch. Die Quer- und Längsschnitte wurden mit Alaunkarmin gefärbt.

Für biologische Beobachtungen benutzte ich einen Schauglasrahmen nach v. Lengerken (Abb. 1). Zwischen zwei Glasscheiben von 15 cm Breite und 22 cm Länge wird längs der Seiten ein viereckiger Holzrahmen aus

Leisten von 5 mm Stärke befestigt. Der Zwischenraum beider Scheiben wird im vorliegenden Falle mit Torfmull und Käsestückchen gefüllt, mit

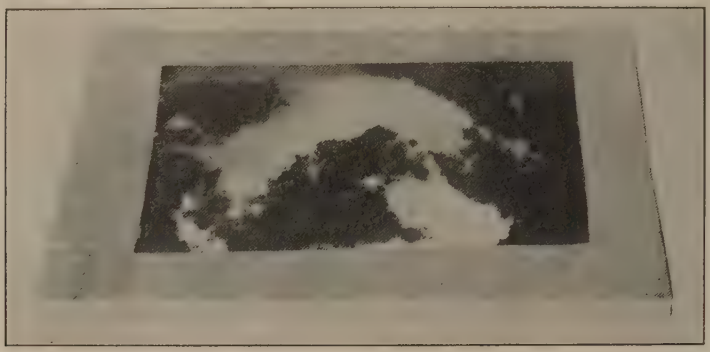


Abb. 1. Schauglasrahmen zur Beobachtung der Lebensvorgänge. Verkl. (S. Text.)

den verschiedenen Stadien von *Dermestes* besetzt und dann mit Leukoplaststreifen allseitig verklebt, die mit kleinen Luftlöchern versehen sind. So

Abb. 2. Transportabler Aufzuchtkasten mit 24 Fächer. Verkl. (S. Text.)

gelang es, die Tiere, die sonst eine gänzlich verborgene Lebensweise führen, bei der Kopulation, Eiablage usw. zu beobachten.

Für experimentelle Versuche stellte ich einen Zuchtkasten her, wie ihn Abb. 2 zeigt. Er besteht aus hartem Sperrholz und besitzt 24 Fächer in 4 Reihen zu je 6 Stück. Diese kleinen Zellen haben ihren genau eingepaßten Deckel mit Drahtgazefenstern und Nummer. Über den 24 Fächern befindet sich ein verschließbarer Kastendeckel, der mit Luftlöchern versehen ist. An seiner Innenseite sind in genauen Abständen Leisten angebracht, die beim Zuklappen des Deckels auf beide Seiten der einzelnen Fächerdeckel drückten. Der so beschaffene Zuchtkasten ist 42 cm lang, 23 cm breit und 7 cm hoch. Er kann in jeder Lage ohne Schwierigkeiten transportiert werden.

B. Spezieller Teil.

I. Morphologie.

1. Morphologie des Eies.

Das Ei (Abb. 3) ist ziemlich zylinderförmig mit abgerundeten Polen. Es ist $1^1/_2$ mal so lang wie breit und hat gleich nach der Ablage eine glänzende, weißliche Färbung. Die frisch abgelegten Eier von *Dermestes lardarius* L. messen von Polspitze zu Polspitze durchschnittlich 2 mm und haben an der breitesten Stelle einen Querdurchmesser von 0,6 mm. Dagegen beträgt die Länge der Eier von *Dermestes vulpinus* F. nur durchschnittlich 1,8 mm und die Breite 0,5 mm. Doch weisen beide Arten in ihren Längen- und Breitenmaßen Abweichungen auf. Das Chorion ist ungefeldert und zeigt bei starker Vergrößerung einzelne Längsschrammen, die wohl beim Passieren durch den Legeapparat des ♀ entstanden sind. Das Ei ist außerordentlich prall mit Eidotter gefüllt, der bei Verletzung der Hülle stark aufschäumend hervorquillt.

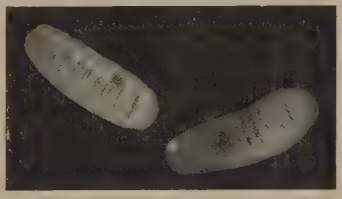


Abb. 3. Eier von *Dermestes lardarius* L. Der entwickelte Embryo läßt auf den Tergiten die charakteristischen Borstenbüschel durch das Chorion hindurch erkennen. 18 × vergr.

2. Morphologie der Larve.

Die Morphologie der Larve von *D. lardarius* ist von de Geer 1774, Lyonet 1832, Mulsant 1867, Saunders 1872 und Rey 1889 behandelt worden. Die Larve von *D. vulpinus* haben Letzner 1880, Rosenhauer 1882 und Riley 1885 beschrieben. Einerseits sind die Beschreibungen der verschiedenen Autoren fast übereinstimmend, andererseits wird das Äußere der Larve nur in großen Zügen skizziert. Da es sich ausnahmslos um ältere und, wie es sich im Laufe der Untersuchung erwiesen hat, nicht fehlerfreie Beobachtungen handelt, erschien mir eine eingehende Beschreibung der Larven beider Arten als wünschenswert.

a) I.—VII. bezw. VIII. Larvenstadium.

Als wertvolles, diagnostisches Unterscheidungsmerkmal der ersten 5 Larvenstadien haben sich gewisse Borstengruppen auf den Abdominaltergiten erwiesen. *Innerhalb von vier aufeinanderfolgenden Häutungen vermehrt sich nämlich die Zahl dieser Borstengruppen um je eine.*

I. Stadium (Abb. 4 u. 5).

Im ersten Stadium bestehen die eben genannten Borstengruppen bei beiden Larvenarten aus je 2 Komponenten. Sie liegen unterhalb der Medianlinie der Abdominaltergite und zwar sind es 4 Paar Borstengruppen jederseits der Dorsalsutur auf den vorderen und mittleren Abdominaltergiten, auf den kaudalen Tergiten dagegen 5 Paar. Die eine dieser in Zweizahl vorhandenen Borsten ist lang und schräg auswärts gerichtet, die daneben stehende, kleinere ist kurz und schräg einwärts gewendet. Die beiden median neben der Dorsalsutur stehenden, kurzen Borsten berühren sich fast über der Sutur (Abb. 4). Die beiden seitlichen, äußersten Borstenkomponenten liegen oberhalb der Stigmen.

Während die genannten Merkmale den ersten Stadien beider Arten gemeinsam sind, unterscheiden sich die Larven artlich im I. Stadium dadurch, daß bei *D. vulpinus* im Gegensatz zu *D. lardarius* die Pseudocerci noch fehlen.

Ein weiterer Artunterschied ist die Chitin- und Haarfarbe. So ist das Chitin im I. Stadium bei der *D. lardarius*-Larve hellbraun, bei der *D. vulpinus* rötlich-braun gefärbt. Dagegen ist *D. lardarius* gelblich-rot, *D. vulpinus* fuchsrot behaart.

Auch im Haarbesatz unterscheiden sich beide Arten. Bei *D. lardarius* besitzen die geschlüpften Larven am Hinterrande der Thorakal- und Abdominaltergite beiderseits der Dorsalsutur 4 kleine Borsten. Diese fehlen der *D. vulpinus*-Larve, dagegen weist sie in der Medianlinie der Thorakaltergite kleine Borsten auf.

Schließlich sei erwähnt, daß beide Arten miteinander verglichen in ihren Größenmaßen minimale Unterschiede zeigen. So beträgt die Länge der Larve von *D. lardarius* 2,5—3 mm, die von *D. vulpinus* 2—2,8 mm.

II. Stadium (Abb. 4).

Im II. Larvenstadium nimmt die Behaarung beider Larvenarten stark zu, so besonders an den Seiten über den Atemlöchern.

Zum Unterschied vom I. Stadium zählen wir jetzt auf den Abdominaltergiten 4—5 Borstengruppen zu je 3 Borstenpaaren, während vorher, wie wir schon angaben, nur je 2 solcher Haare vorhanden sind.

Der *D. vulpinus*-Larve fehlen auch im II. Stadium noch die Pseudocerci gänzlich.

Die *D. lardarius*-Larve hat jetzt eine Länge von 4—5 mm, die von *D. vulpinus* von knapp 4 bis fast 5 mm.

III. Stadium (Abb. 4).

Die Behaarung ist noch dichter geworden. Sowohl die Larve von *D. lardarius* wie die von *D. vulpinus* ist im III. Stadium am Hinterrand der Thorakal- und Abdominaltergite stark behaart.

Die Komponenten der paarigen Borstengruppen auf den Abdominaltergiten haben sich von 3 auf je 4 Borsten vermehrt und stehen jetzt sehr deutlich schräg seitwärts-einwärts. Die im Chitin in ringförmigen Aussparungen dicht aneinandergereihten Borsten nehmen an Stärke der Haare und Umfang der Ringe von außen nach innen ab. Das zuletzt angelegte vierte Borstenhaar ist noch am wenigsten in Länge und Dicke ausgebildet.

Während die Pseudocerci bei D. lardarius schon kräftig entwickelt sind, treten sie bei D. vulpinus erst jetzt im III. Stadium in Erscheinung.

Die Ausfärbung des Chitins ist bei beiden Arten nun vollendet. Bei *D. lardarius* ist sie mattbraunschwarz mit einem rötlichen Unterton und gelblich-weißer Dorsalsutur, bei *D. vulpinus* dagegen glänzend tiefschwarz mit rötlicher Dorsalsutur.

Dieses II. Stadium mißt bei *D. lardarius* 6—7,5 mm, bei *D. vulpinus* 6—8 mm.

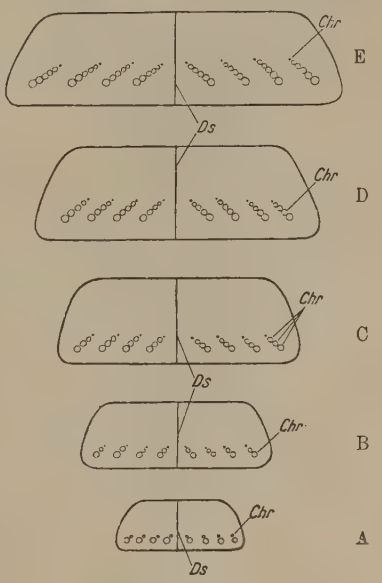


Abb. 4. Unterscheidungsmerkmale der fünf Larvenstadien in der Beborstung der Abdominaltergite von *Dermestes lardarius* L. und *vulpinus* F. Die Borsten sind der besseren Übersicht wegen fortgelassen und nur die kreisförmigen Insertionsstellen der einzelnen Haare gezeichnet (schematisch).
A I. Larvenstadium (je 2 Borsten)
B. II. Larvenstadium (je 3 Borsten)
C. III. Larvenstadium (je 4 Borsten)
D. IV. Larvenstadium (je 5 Borsten)
E. V. Larvenstadium (je 6 Borsten)
Ds Dorsalsutur. *Chr* Chitinringe der Borstenhaare.

IV. Stadium (Abb. 4).

Beim IV. Stadium ist die Zahl der Borsten der paarigen Gruppen auf den Abdominaltergiten von 4 auf 5 gestiegen.

Die Länge dieses Stadium beträgt bei *D. lardarius* 8,5—10 mm, bei *D. vulpinus* 9—10,5 mm.

V.—VII. bezw. VIII. Stadium (Abb. 4).

Vom V. Stadium an nimmt die Larve beider Arten zwar an Größe zu, aber *die Zahl der Borsten innerhalb jeder der 4 bezw. 5 paarigen Borstengruppen bleibt von nun an konstant 6.*

Der vordere Rand des Prothorax hat sich inzwischen in seiner Form verändert, insofern als er im I. Stadium annähernd gerade war und im

Verlauf der Metamorphose bis zum V. bezw. VI. Stadium sich bogenförmig vorgewölbt hat.

Durchschnittlich ist die Larve von *D. lardarius* vom V.—VII. Stadium 10—12 mm lang, bei 3 mm Breite. Bei *D. vulpinus* schwanken die Maße innerhalb des V.—VIII. Stadium von 11—13 mm Länge, bei 4—4,5 mm Breite.

Abb. 3. 1. Larvenstadium von *Dermestes lardarius* L. 50 × vergr.

Abb. 4. Erwachsene Larve von *Dermestes lardarius* L. 20 × vergr.

b) Zusammenfassung der Unterschiede der Larvenstadien von *D. lardarius* a) und *D. vulpinus* (b).

I. Larvenstadium.

1. a) Die Larve ist hellbraun und schwächer chitinisiert. Die Behaarung ist gelblich-rot.

b) Die Larve ist rötlich-braun und schwächer chitinisiert. Die Behaarung ist fuchsrot.

2. a) und b). Beiderseits der Dorsalsutur auf den Abdominaltergiten sind 4 bezw. 5 Borstengruppen aus je 2 Komponenten bestehend vorhanden.

3. a) Pseudocerci mit kaudalwärts gekrümmter Spitze.
3. b) Pseudocerci fehlen völlig.
4. a) und b) Der Vorderrand des Prothoraxaltergites ist gerade.

II. Larvenstadium.

1. a) und b) Wie im I. Stadium.
2. a) und b) 4- bezw. 5paarige Borstengruppen aus je 3 eng aneinanderstehenden Borsten bestehend, welch letztere in schräger Richtung von den Pleuren vorwärts zur Dorsalsutur verlaufen.
3. a) Wie vorher.
b) Wie vorher.
4. a) und b) Wie im I. Stadium.

III. Larvenstadium.

1. a) Larve mattbraun-schwarz mit rötlichem Unterton und gelblich-weißer Dorsalsutur.
b) Larve fleischschwarz glänzend mit rötlicher Dorsalsutur.
2. a) und b) 4- bezw. 5 Borstengruppen aus je 4 enganeinanderstehenden Borsten bestehend.
3. a) Wie im I. und II. Stadium.
b) Die Pseudocerci treten in Erscheinung und sind an der Spitze aufwärts adoral gekrümmt.
4. a) und b) Der Vorderrand des Prothoraxaltergites beginnt sich vorzuwölben.

IV. Larvenstadium.

1. a) und b) Wie im III. Stadium.
2. a) und b) 4- bezw. 5paarige Borstengruppen aus je 5 enganeinanderstehenden Borsten bestehend.
3. a) und b) Pseudocerci gut entwickelt, aber bei *D. vulpinus* kleiner.
4. a) und b) Der Vorderrand des Prothoraxaltergites ist stärker vorgewölbt, als vorher.

V. bis VII. bezw. VIII. Larvenstadium.

1. a) und b) Wie im III. und IV. Stadium.
2. a) und b) 4- bezw. 5paarige Borstengruppen aus je 6 enganeinanderstehenden Borsten bestehend.
3. a) und b) Wie im IV. Stadium.
4. a) und b) Der Prothorax hat sich noch stärker vorgewölbt.

c) Erwachsene Larve (Abb. 6).

Abgesehen von kleineren Unterschieden, auf die im Verlaufe der Beschreibung hingewiesen werden soll, stimmen die erwachsenen Larven von *D. lardarius* und *D. vulpinus* im wesentlichen morphologisch überein, so daß eine für beide Arten gemeinsam gültige Darstellung gerechtfertigt erscheint.

Der Kopf (Abb. 7) ist schmäler als der Prothorax und in der Aufsicht etwa apfelförmig. Die Mundwerkzeuge ragen keilartig hervor (Abb. 11). Der Kopf wird hängend getragen und ist dorso-ventral abgeplattet. Die Dorsalseite besteht aus einer durch Nähte getrennten und gewölbten, chitinigen Kopfkapsel. Diese läßt eine Struktur von mehreren Lagen sich kreuzender Balken erkennen, die in ihrer Gesamtheit eine Art von filzigem Gewebe darstellen. Die Kapsel ist nach den Seiten zu am stärksten umgebogen. In der Mitte ist sie nur schwach gewölbt und genau median muldenartig vertieft. Sie wird durch die beiden Nähte der Epikranialhälften begrenzt. Auf der höchsten Stelle der Stirn liegt etwa auf der Höhe der Anguli frontales je ein Sinnesorgan, über dessen Funktion nur Vermutungen aufgestellt werden können. Dieses paarige Organ hat die Form eines unten stark chitinisierten Kegels, der an seiner Spitze eine hellfarbige Sinnesgrube mit einem langen, spitzen Sinneshaar trägt. Die genannten Sinnesorgane fehlen der Larve von *D. lardarius*.

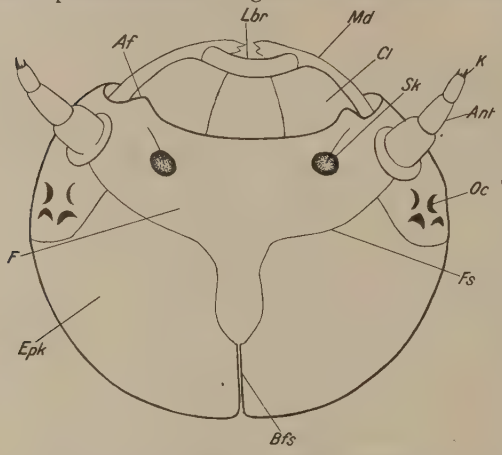


Abb. 7. Kopf einer Larve von *Dermestes vulpinus* F. Dorsal. *Md* Mandibel, *Cl* Clypeus, *Lbr* Labrum, *Af* Angulus frontalis, *Ant* Antenne, *K* Sinneskegel, *Oc* Ocellen, *F* Frons, *Fs* Suturae frontalis, *Bfs* Basis suturae frontalis, *Sk* Sinnesorgan unbekannter Funktion, *Epk* Epikranialhälfte.

Der Vorderrand der Frons ist konkav. An ihn schließt sich der etwa trapezförmige Clypeus an, der in seiner ganzen Breite gewölbt und an seiner Basis dick chitinisiert ist. Auf den Clypeus folgt das Labrum.

Zu beiden Seiten der Frons liegen die Antennen. Ihr Basalglied ist weichhäutig und ringförmig in den Chitinpanzer eingelassen. Die Antennen sind viergliedrig und besitzen an ihrer Spitze eine Sinnesplatte, die mit 2 größeren Sinnesstiften und am Rande mit einem Kranz kleinerer Stifte besetzt ist. Im I. Stadium sind bei beiden Arten meist 4 kleine und 1 großer Sinneskegel vorhanden. Die Sutura frontalis endigt am Basalglied der Antennen. Unterhalb dieser liegen lateral die 6 Ozellen (nicht 5, wie Rey [1889] angibt, die hufeisenförmig — nach der Ventralseite offen — um das schon im Larvenstadium sich entwickelnde Facettenauge angeordnet sind (Kirchhoffer 1910.) Jeder Ozellus besitzt eine chitinige, dachartige Vorwölbung, unter der sich der konvexe Augenhügel befindet. Gestaltlich weichen die einzelnen Ocellen sowohl in Form wie in Größe

voneinander ab. Die Region der Ozellen ist heller und schwächer chitinisiert und trägt nur vereinzelte Sinneshaare, während der ganze übrige Kopf mit langen Borsten übersät ist. Sie ragen bei verschiedener Länge und Stärke aus tellerartigen, hellen Ringen aus dem Chitin hervor.

Die an den Suturen stark chitinisierten Epikranialhälften bilden in ihrer Mitte die bereits erwähnte Mulde. Die beiden Äste der Sutura frontalis vereinigen sich zur Basis suturae frontalis, die bis zum Hinterhauptsloch verläuft. An den Seiten greifen die Epikranialhälften bis auf die Ventralseite herum. Über die Hälfte der Kopfunterseite wird von dem Hinterhauptsloch eingenommen. Diese auffallende Größe ermöglicht eine weitgehende Bewegungsfreiheit des Kopfes in der Vertikalebene. Das

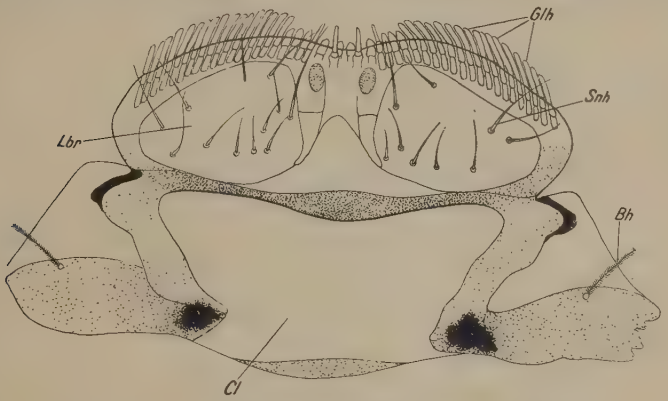


Abb. 8 Clypeus mit Labrum von *Dermestes lardarius* L. Dorsal.
Cl Clypeus, *Lbr* Labrum, *Glh* gelenkige Sinneshaare mit stumpfem Ende. *Snh* Sinneshaar, *Bh* gefiedertes Borstenhaar. Stärker chitinisierte Stellen sind punktiert bezw. schwarz gezeichnet.

Foramen occipitale liegt zur Frontalebene des Kopfes in einem Winkel von 50°. Vor dem Hinterhauptsloch sind die beiden Epikranialhälften durch die Sutura ventralis getrennt.

Das Labrum (Abb. 8) ist sattelförmig gewölbt und nach unten schräg geneigt. Bei Aufsicht wird es durch den Clypeus fast völlig verdeckt. Auf dem Labrum verteilt sitzen einige Sinneshaare mit einfachem Schaft. Der Vorderrand des Labrum ist von einer dichtstehenden Reihe von 46 Sinneshaaren gesäumt. Die in der Mitte stehenden Haare sind am kürzesten und am dicksten. Nach den Seiten zu werden sie immer länger und dünner. Diese Gebilde stehen bis auf die letzten je 3 seitlichen eng aneinander, sind schräg nach der Mitte zu geneigt und entspringen auf der Unterseite des Labrum. Sie sind gelenkig in das Chitin eingelassen und endigen apikal stumpf abgeschnitten.

Unterhalb des Labrum tritt deutlich das schwarz-braune, kräftige Mandibelpaar hervor (Abb. 9 und 11). Aus einem gemeinsamen Basalteil

entspringen drei langgestrekte Zacken (nicht, wie Rey 1889 angibt 2), die bei Aufsicht stufenförmig nebeneinanderliegen. Die beiden, äußeren Zacken besitzen innen eine scharfe Schneide, während die 3. innerste Zacke an der oberen Innenseite bogig verläuft, um ein besseres Festhalten der Nahrungsbissen zu ermöglichen. An dieser Zacke sitzt basal eine helle, fingerförmige Ausstülpung, in der wir vielleicht ein Geschmacksorgan vermuten dürfen. Der Zapfen läßt bei starker Vergrößerung viele kleine Kutikulardornen erkennen, die auch beim Labium anzutreffen sind. Gleich darunter setzt der Flexor mandibulae an. Am unteren Außenrande der Mandibeln sitzt an einem Chitinwulst der Condylus lateralis. Wie bewegt sich nun die Mandibel in der Chitinkopf-

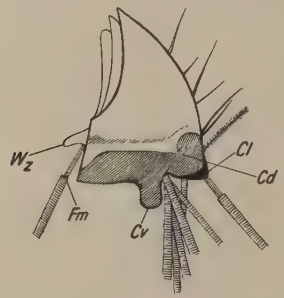


Abb. 9. Rechte, dreizackige Mandibel der Larve von *Dermestes vulpinus* F.
Cl Condylus lateralis, *Fm* Flexor mandibulae, *Cv* Condylus ventralis, *Cd* Condylus dorsalis, *Wz* Weichhäutiger Zapfen mit Cuticulardornen.

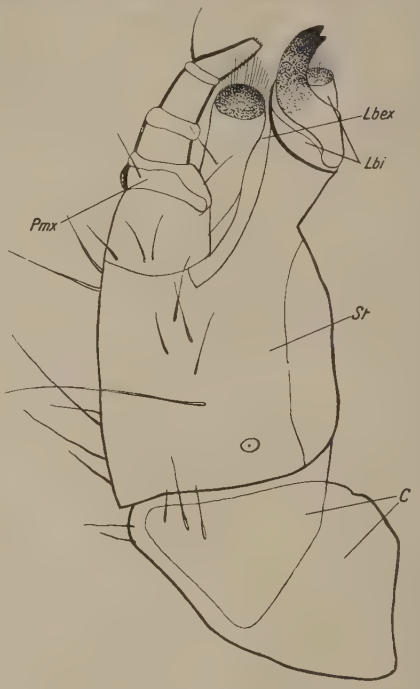


Abb. 10. Linke Maxille der Larve von *Dermestes lardarius* L.
C Cardo, Stipes, *Pmx* Palpus maxillaris, *Lbex* Lobus externus, *Lbi* Lobus internus mit krallenförmiger Bildung.

kapsel? Am Unterrand der Mandibel zeigt sich der gelenkartige Condylus ventralis, der in einer Gelenkpfanne der ventralen Epikranialhälfte sich dreht. Ferner erkennt man am Vorderrand der Stirn beiderseits eine stark chitinisierte Vorwölbung — die Anguli frontales —, die direkt über der Gelenkpfanne der Ventralseite sich befinden. Am Oberrande der Mandibelbasis ist eine Aussparung, die auf der einen Seite durch den Condylus lateralis, auf der anderen Seite durch den Condylus dorsalis begrenzt ist. In diese Vertiefung sind die Anguli frontales eingepaßt. Die Artikulierung ist demnach so beschaffen, daß sich die Mandibeln wohl horizontal, aber nicht vertikal bewegen können.

Der Cardo der Maxille ist von dreieckig gewölbter Gestalt (Abb. 10). Der an den Cardo anschließende Stipes ist ohne seine Endglieder etwa elliptisch. Er ist teilweise schwach chitinisiert und mit einigen Borsten versehen. Der Palpus maxillaris ist dreigliederig. Sein Basalteil ist dünnhäutig. Dann folgen drei stärker chitinisierte Glieder, die sich nach vorn konisch verjüngen. Zwischen den einzelnen Gliedern befinden sich Intersegmentalhäute, die ein Verlängern und Verkürzen der Palpen gestatten. Das letzte Glied trägt an seiner Spitze ein Sinnesorgan, das mit kleinen Sinneskegeln besetzt ist. An den Palpus maxillaris schließt sich nach innen zu der Lobus externus an. Er ist ein zylindrisches, ungegliedertes und schwach chitinisiertes Gebilde. An seiner rostralen Platte trägt er ein Büschel Sinneshaare, die alle stumpf endigen. Der Lobus internus

Abb. 11. Mundwerkzeuge der Larve von *Dermestes vulpinus* F.
Aufsicht nach Entfernung des Clypeus und des Labrum.
Md Mandibel, *Max* Maxille, *Lbi* Labium, *Pl* Palpus labialis, *Spd* Speicheldrüse.

besteht nicht nur, wie Heller (1888) in seiner Zeichnung angibt, aus einem krallenartigen Anhang, sondern ist in Wahrheit zweiteilig. Diese beiden Teile verdecken sich bei der Aufsicht fast ganz. Zu oberst liegt ein lang ausgezogenes, armartiges Glied, das apikal 2 stark chitinisierte, scharfe Krallen trägt. Das obere, äußere Ende des Armes wird durch Chitinleisten versteift, dadurch ein festes Zupacken des krallenförmigen Gebildes ermöglichend. Unter dem Krallengliede liegt ein ungegliedertes, röhrenförmiges, tasterartiges Gebilde, das wie der Lobus externus mit oben stumpfen Sinneshaaren versehen ist.

Das Labium (Abb. 11), das in der Mitte zwischen den paarigen Maxillen liegt, ist rostral zum größten Teil weichhäutig, kaudal dagegen durch Chitinspangen versteift. Es ist in seiner Gesamtheit rinnenförmig. Die Labialpalpen sind dreigliedrig. Ihr Endglied trägt eine Platte mit kleinen Sinneskegeln. Die Glossa ist median eingebuchtet und am vorderen Ende stark behaart. Sie zeigt einige Wülste, die bei der Aufsicht

wie Stufen erscheinen. Auf der Höhe der Basalglieder der Labialpalpen liegt in der Region des Hypopharynx eine brückenartige Chitinspange. Weiter innen liegt die traubenförmige Sublingualspeicheldrüse. Das halbmondförmige Mentum ist deutlich abgesetzt.

Der Körper der Larve (Abb. 6) ist langgestreckt und spindelförmig, dorsal dunkel gefärbt, bei *D. vulpinus* ein wenig glänzender als bei *D. lardarius*, bei beiden Arten zuweilen ins bräunlich-rote abändernd. Die Ventralseite ist kaum abgeplattet, weißlich-gelb und mit kurzen Borstenhaaren besät. Der Prothorax ist fast doppelt so lang wie Meso- oder Metathorax. Der Prothorax der erwachsenen Larve ist adoral gewölbt zum Unterschied vom I. und II. Stadium, wo er mehr rechteckige Form besitzt. Vom Brustabschnitt ab verjüngt sich der Larvenkörper kaudal zunächst allmählich, im Spitzenteil jedoch plötzlich. In diesem gestaltlichen Merkmal unterscheidet sich die *Dermestes*-Larve von der *Attagenus pellio* L. Larve, die vom Thorax bis zur Abdomenspitze gleichmäßig abnimmt. Ich hebe das hervor, weil ich nur wenige richtige Abbildungen beider Larven in der Literatur gefunden habe. Die ersten Abdominalsegmente sind nur dorsal stark und dunkel chitinisiert. Die Chitinisierung nimmt vom Kopf bis zum Hinterleib allmählich immer mehr zu, um bei den letzten 4 Leibesringen völlig bis auf die Ventralseite herumzugreifen. Der ganze Körper ist noch stärker als der Kopf beborstet. Die Borsten sind bei *D. lardarius* gelblich-rot, bei *D. vulpinus* mehr fuchsrot und bei beiden an ihrem Schaft fein bedornt. In Verlängerung der Basis der Frontalsutur des Kopfes verläuft die Dorsalsutur in der Mitte der 12 Abdominaltergite als schmaler Strich. Bei *D. lardarius* ist sie weißlich-gelb, bei *D. vulpinus* mehr von gelblich-roter Farbe und auf den letzten Abdominaltergiten kaum sichtbar ausgeprägt. Sämtliche Segmente sind mit Ausnahme des Prothorax adoral gerade, kaudal ein wenig konvex. Die Intersegmentalhaut läßt eine sechseckige Felderung erkennen. Sie wird verdeckt durch das schützende Dach von ziemlich wagerecht nach hinten stehenden Borsten, die am Hinterrande der vorhergehenden Tergite sitzen. An den Seiten der einzelnen Tergite steht im Halbkreis schirmartig ein Borstenbüschel, das sich nach unten neigt. Es schützt die an den Pleuren liegenden Stigmen vor Verunreinigungen. Am Thorax ist nur ein Stigma vorhanden. Es ist größer als die Abdominal-Stigmen und liegt in der vorderen Pleuralhaut des Mesothorax, während die Abdominalsegmente je ein kleineres Stigma tragen. Auf dem vorletzten und neunten Leibesring sitzen die schon wiederholt erwähnten Pseudocerci (Abb. 12). *Ihre hakigen Spitzen sind bei D. lardarius nach rückwärts gebogen, bei D. vulpinus dagegen nach vorn.* Außerdem sind sie bei letzterer kleiner als bei *D. lardarius*. Das letzte und zehnte Abdominalsegment ist bei den

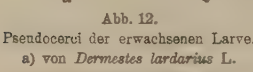


Abb. 12.
Pseudocerci der erwachsenen Larve.
a) von *Dermestes lardarius* L.
b) von *Dermestes vulpinus* F.

Dermestes-Larven zu einer Analröhre umgebildet. Die stark chitinisierte Röhre enthält im Inneren das weichhäutige und vorstülpbare Pygopodium. Dieses weist 2 vorstreckbare Wülste auf, die am Rande fein beborstet sind. Sie dienen der Larve bei ihren Bewegungen als Anker und Nachschieber zugleich.

Am Vorderrand des 4. bis 9. Abdominaltergites zeigt die Larve von *D. vulpinus* im Gegensatz zu *D. lardarius* besondere Gebilde (Abb. 13 und 14). Karsch (1887) spricht in seiner Bestimmungstabelle der *Dermestes*-Larven bei *D. vulpinus*: „von einem dorsalbefindlichen, queren Halbring kleiner, chitinöser Zahnplättchen." Bei starker, mikroskopischer Vergrößerung haben diese aus dem Chitin hervorragenden Zahnplättchen eine Gestalt, die man etwa mit einem schrägliegenden Eibecher nebst Ei vergleichen könnte. Der dem Eibecher gleichende Teil ist stark chitinisiert, und sein Fuß tritt plastisch aus dem

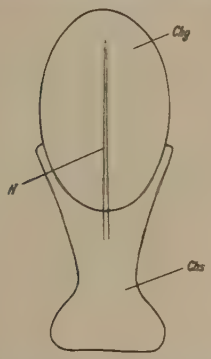


Abb. 13. Chitingebilde unbekannter Funktion vom Vorderrand des 4. bis 9. Abdominaltergites in der Aufsicht. (Siehe Text.)
Chg mit Chitin ausgekleidete Grube, *Chs* Chitinsockel, *H* Haar auf dem Sockel entspringend. Vergr.

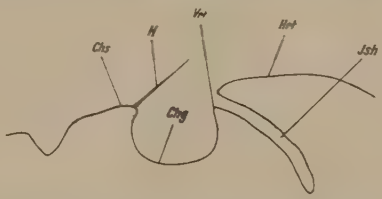


Abb. 14. Schematischer Sagittalschnitt durch die Intersegmentalgegend zweier aufeinanderfolgender Abdominaltergite der Larve von *Dermestes vulpinus* F.
Vrt Vorderrand eines Abdominaltergites, *Hrt* Hinterrand eines Abdominaltergites, *Ish* Eingefaltete Intersegmentalhaut, *H* Haar, *Chg* mit Chitin ausgekleidete Grube, *Chs* Chitinsockel.

Chitin hervor. Der den im Becher steckenden Ei vergleichbare Teil erscheint glasklar und ist in Wahrheit eine in das Chitin eingebettete Grube. Auf einem Chitinwulst am Fuße des Bechers entspringt — gelenkig in das Chitin eingelassen — ein adoralwärts gerichtetes, durchsichtiges Haar. Solche Gebilde unbekannter Funktion sind in großer Zahl auf den Abdominaltergiten reihenweise, in kurzen Abständen, anzutreffen. Neben der Dorsalsutur sind sie am größten, nach den Pleuren zu werden sie immer kleiner.

d) Der larvale Darm. (Abb. 15.)

Die Verdauungsorgane der Imago von *Dermestes* sind schon durch Dufour (1834), Frenzel (1850) und Ramdohr (1888) beschrieben worden, während Möbusz (1897) den larvalen Darm von *Anthrenus verbasci* L. eingehend untersuchte. Der Darm der *Anthrenus*-Larve zeigt mit dem Darmtraktus der *Dermestes*-Larve große Ähnlichkeit.

Der Pharynx verläuft zunächst steil aufwärts, um dann in einem Winkel von etwa 120° in den Ösophagus überzugehen. Dieser ist im

Querschnitt regelmäßig sechseckig und zeigt keine Sonderheiten. Der Proventrikel läßt sich äußerlich bei *Dermestes* nicht erkennen. Im Längsschnitt hat er etwa die Gestalt einer Birne. Er ist in den Mitteldarm etwas eingestülpt. Kurz vor der Einstülpung findet sich eine Verengung, die als Valvula cardiaca durch Ringmuskeln den Vorderdarm vom Mitteldarm abschließen kann. (Abb. 16.)

Der adorale Abschnitt des Mitteldarmes ist trichterförmig eingeschnürt. In diesen Trichter münden sechs gestielte und mit je einem kugligen

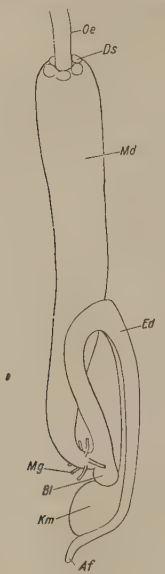


Abb. 15.
Larvaler Darm von *Dermestes*. (Schematisiert.) *Oe* Oesophagus, *Ds* Drüsenschläuche, *Md* Mitteldarm, *Ed* Enddarm, *Mg* Malpighische Gefäße, *Bl* Blindsack, *Kns* Knäuelsack der Malpighischen Gefäße, *Af* After.

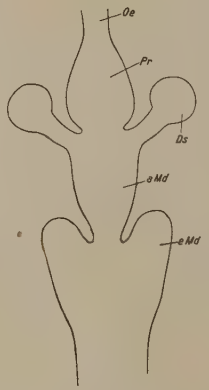


Abb. 16.
Sagittalschnitt durch Proventrikel und Vorderteil des Mitteldarmes von *Dermestes*. (Schematisiert.) *Oe* Oesophagus, *Pr* Proventrikel, *Ds* Drüsenschläuche. *aMd* Adoraler Teil des Mitteldarmes, *eMd* Eigentlicher Mitteldarm.

Endabschnitt versehene Drüsenschläuche. Ein Längsschnitt, wie ihn Abb. 16 zeigt, läßt erkennen, daß diese Schläuche den gleichen histologischen Bau wie der Mitteldarm besitzen, und von außen nach innen aus Muskularis, Basalmembran, Epithel und Zellsaum bestehen. Innen weisen sie ein im Querschnitt sternförmiges Lumen auf, in dem sich Sekretkügelchen befinden. Durch den schrägen, schmalen Ausführungsgang gelangen die Sekretmassen in den Trichter und von hier in den eigentlichen Mitteldarm. Das Mitteldarmepithel besteht wie bei *Anthrenus* aus einfacher Schicht hoher Drüsenzellen und aus den in Krypten zusammengedrängten Regenerationszellen.

Der Enddarm zeigt unmittelbar hinter der Mündungsstelle der Malphigischen Gefäße eine blindsackartige analwärts gerichtete Erweiterung. Ihrer hinteren Fläche schmiegt sich ein Knäuel an, das — wie bei *Anthrenus* (Möbusz 1897) — aus den an dieser Stelle zusammengerollten Vasa malphigi besteht. Nach Möbusz (1897) soll bei *Anthrenus* das Knäuel an der Stelle, wo es dem Rektum aufliegt, mit einem „Chitinfenster" versehen sein, durch welches ein Austausch von Stoffen zwischen Darm und Malphigischen Gefäßen angeblich stattfindet. Dieses mit einer Chitinmembran überspannte „Fenster" ist bei *Dermestes* nicht vorhanden. Sowohl das Knäuel der malphigischen Gefäße wie auch der Darm sind von einer festen Membran umgeben, so daß sie sich bei einiger Vorsicht von einander lösen lassen, ohne ein „Chitinfenster" zu zeigen. Im letzten Abschnitt ist der Darm im Querschnitt nicht mehr sechseckig, sondern trapezförmig. Kurz vor dem After ist die Längs- und Ringmuskulatur äußerst kräftig entwickelt.

Abb. 17.
Puppe von *Dermestes lardarius* L.
22 × vergr.

3. Morphologie der Puppe.

Die ♀ Puppe (Abb. 17) von *D. lardarius* ist 8 mm lang und 3 mm, die ♂ Puppe 7 mm lang und 2,5 mm breit. Die Maße für die Puppe von *D. vulpinus* sind: ♀ 9 bis 9,5 mm Länge und 3 mm Breite; ♂ 7 bis 7,5 mm Länge und 2,5 bis 2,7 mm Breite. Die Puppe beider Arten ist elfenbeinfarben. Der Prothorax ist median vorn eingebuchtet und flaumartig behaart. Außerdem ist er übersät mit kleinen, rotbraunen Chitindornen. Ein schmales Band solcher Dörnchen zieht sich median dorsal des Abdomen hin. Jedes Abdominaltergit zeigt am Hinterrand eine schräg kaudalwärts gerichtete, sichelförmige und stark gezähnte Chitinleiste. Ihr gegenüber am Vorderrand des folgenden Segmentes sitzt ein schräg adoral gerichteter Chitinbogen, der etwas kürzer ist, und feine Zähnchen besitzt. Auf diesen Leisten ruht die Puppe und ist so vor Feuchtigkeit geschützt. Auf der Dorsalseite des neunten Abdominalsegmentes stehen die ungegliederten, bei beiden Arten adoralgekrümmten, dornigen Pseudocerci.

II. Biologie.

1. Biologie der Imago.

a) Lebensweise der Imagines.

Zu unserer heimischen Käferfauna gehören die zwei gefürchteten kosmopolitischen Vorratsschädlinge *Dermestes lardarius* L. und *Dermestes vulpinus* F. aus der Gattung *Dermestes*, der Familie der *Dermestidae*. *D. lardarius*, der ursprünglich aus Europa stammt, ist bereits heute in allen Erdteilen verbreitet. *D. vulpinus*, dessen Heimat sich nicht mehr sicher nachweisen läßt, wird gleichfalls stetig durch die Schiffahrt in die Hafenstädte verschleppt, von wo er allmählich seinen Weg in das Innere der Länder nimmt. Beide Käferarten trifft man in unseren Breiten hauptsächlich in menschlichen Bauten, die der Aufbewahrung namentlich tierischer Produkte dienen, wie Häutelager, Lebensmittelspeicher, Speise- und Räucherkammern, Museumsräume usw. *D. vulpinus*, der in Amerika „leadle-beetle" genannt wird, greift besonders gern Häute an. Die länglich-ovale schwachgewölbte Körperform, die für alle *Dermestes*-Arten typisch ist, ermöglicht den Vollkerfen, sich in den Bohrgängen der Larven, in denen sie sich am Tage mit Vorliebe aufhalten, bequem zu bewegen. Dabei leisten die scharfkantigen Beinpaare — dicht dem Körper anliegend — gute Dienste.

Das im Verhältnis zur Elytrenfläche nicht große Halsschild deutet schon an, daß die Grab- und Bohrtätigkeit nicht so in den Vordergrund tritt wie bei der Larve. Tatsächlich vermag der Käfer beider Arten sich in keine etwas härteren Substanzen einzugraben oder gar Gänge in Holz und dergleichen anzulegen.

Habituell zeigen die *Dermestes*-Arten große Ähnlichkeit mit den Borkenkäfern. So wird der Kopf durch den übergewölbten Prothorax fast völlig verdeckt. Außerdem besitzen sie gleichfalls kurze keulenförmige Antennen und kurze Beine.

Die Körperform beider Geschlechter ist verschieden. Die ♂♂ sind bei beiden Arten durchweg kleiner, und die Hinterleibspitze ist weniger oval als bei den ♀♀.

Die Körperfärbung beider *Dermestes*-Arten ist gewöhnlich dunkel. Zuweilen treten bei *D. lardarius* rotbraune Imagines auf. Ob es sich, wie bei *Phosphuga atrata* L. um konstante „Rufinos" oder um unausgefärbte Stücke handelte, konnte ich nicht entscheiden.

D. lardarius überwintert bei uns nur als Imago, wohingegen *Attagenus pellio* L. als erwachsene Larve den Winter überdauert. Bemerkenswerterweise überwinterte *D. vulpinus* in meinem Zuchtbehälter in allen Stadien. Ich erhielt die Art, wie anfangs erwähnt, von einem Kuduantilopenskelett, das aus Deutsch-Südwest-Afrika frisch ankam, und erzielte in der Zeit vom Oktober 1926 bis Anfang April 1927 bei einer Zimmertemperatur von durchschnittlich + 22° C (Warmluftheizung) eine neue Generation. In

Japan wird *D. vulpinus* zur Winterszeit auch in allen Stadien angetroffen. (Kimura und Takakura 1919.) In welchem Entwicklungsstadium *D. vulpinus* jeweilig überwintert, hängt nach meiner Ansicht von den am Orte seines Vorkommens herrschenden Temperaturverhältnissen ab.

Erst Ende November bis Anfang Dezember glückte es mir auch bei *D. lardarius*, ihn im Thermostaten bei + 28° C und reichlicher Ernährung zur Fortpflanzung zu bringen. Unter den genannten Bedingungen kopulierten die Jungkäfer erst nach etwa $3^1/_2$ Monaten. Andres (1927) gibt an, daß es ihm nicht gelang, selbst im Thermostaten bei + 28° C bis + 30° C *D. lardarius* im Oktober und November zur Fortpflanzung zu bringen. Dadurch wird meine Beobachtung bestätigt, daß die Mitte August fast um einen Monat später als die ♂♂ schlüpfenden ♀♀ etwa $3^1/_2$ Monate, also die Zeit von Mitte August bis Anfang Dezember bei guter Ernährung und + 28° C Temperatur zur Ausbildung ihrer Ovarien brauchen, ehe sie zur Fortpflanzung schreiten.

Wenn wir hören, daß es bei *D. vulpinus* in Nordamerika einer „pre-oviposition period" von etwa 10 Tagen[1]) bedarf, und ich bei derselben Art einen Intervall von fast einem Monat bei + 22° C Zimmertemperatur und guter Ernährung feststellte, so wird uns klar, welchen Einfluß äußere Faktoren gerade auf die Entwicklung der Geschlechtsorgane ausüben.

Die Vollkerfe beider Arten kommen an sich während ihres ganzen Lebens mit der Leuftfeuchtigkeit ihres Lebensraumes aus. Benetzt man jedoch die Zuchtbehälter, so sieht man die Käfer an den Wassertropfen, in die sie ihre Oberkörper versenken, sitzen.

In ungeheizten Boden- oder Kellerräumen halten sich die Imagines von D. lardarius den Winter über hauptsächlich in den von den Larven gebohrten Verstecken auf, so im Holzwerk des Fußbodens, in Korkstücken, ausgestopften Tieren oder in Insektensammlungen. Sie sitzen meist still, oder kriechen matt umher und nehmen nur wenig, mitunter überhaupt keine Nahrung zu sich. Eine eigentliche Winterruhe konnte ich bei beiden Arten nicht nachweisen. Setzt man die Käfer im Freien einer Temperatur von — 3° C Kälte aus, so tritt Kältestarre ein. Sie liegen in diesem Zustand auf dem Rücken und strecken die Beine von sich. Werden die Tiere nach 24 stündiger Kälteeinwirkung in Zimmertemperatur von + 17° C bis + 18° C zurückgebracht, erwachen sie nach kurzer Zeit zu neuem Leben.

Ende des Winters ist das Abdomen des Käfers ganz zusammengesunken infolge Abbaues des Fettkörpers. Im April, wenn die ersten, warmen Tage kommen, werden die Tiere gefräßig und lebhaft. Ende April bis Anfang Mai beginnt die Kopulation. Während dieser Zeit sieht man einzelne Käfer gelegentlich auch am Tage, und zwar um die Mittagszeit, sich an dunklen Stellen herumtreiben, wo die ♂♂ den ♀♀ nach-

[1]) Temperaturangabe fehlt.

stellen. Während sonst die Imagines ein Einzelleben führen, trifft man sie zur Fortpflanzungszeit oft vergesellschaftet in Herden beiderlei Geschlechts bis zu 20 Stück und mehr in ihren Verstecken tagsüber ruhend an. Werden sie gestört, so hasten sie auseinander, um sich dann sofort wieder zu verkriechen.

In der Dämmerung kommen die Käfer zum Vorschein. Wenn sie ihre Verstecke verlassen, „sichern" sie in ganz charakteristischer Körperhaltung, indem sie sich auf den ersten Beinpaaren aufrichten, so daß das Abdomen mit der Spitze den Boden berührt. Gleichzeitig spielen die Antennen lebhaft. Sodann laufen die Tiere geschäftig umher. In der Nacht erwacht alles zu reger Tätigkeit. Die Käfer sind typische Dunkeltiere, die tagsüber besonders mittags nur an dunklen Stellen ihr verborgenes Wesen treiben. (Diese Angaben gelten nur für die Periode der Fortpflanzung.)

Beim Kriechen durch die charakteristischen 10 bis 15 cm hohen Schichten von abgestreiften Larvenhäuten, wie man sie auf Böden usw. antrifft, die stark von *Dermestes* besiedelt sind, dient der breite Thorax als Grabinstrument. Der Kopf ist bei den Grabbewegungen ziemlich eingezogen. Durch Auf- und Abwärtsbewegungen des Thorax zwängt sich der Käfer durch den ihn umgebenden Mull, wobei die kräftigen Beine, wie schon erwähnt, gute Dienste leisten.

Vor und nach der Fortpflanzungszeit meidet die Imago dagegen im Hungerzustand das Licht nicht. Dann erweist sich der Käfer als guter Flieger. Zum Abflug sucht er stets den höchsten Punkt der Umgebung auf. Vorher läuft er unruhig hin und her, wobei die Antennen lebhaft wittern. Während des Aufpumpens des Körpers mit Luft tritt die bewegliche Spitze des Abdomens deutlich hervor und berührt den Boden. Vor dem Abflug sind die ersten Beinpaare gestreckt, so daß der Körper schräg aufwärts gerichtet ist. Sodann breitet der Käfer die Elytren aus und entfaltet darauf die Alae. Er braucht einen verhältnismäßig großen, freien Startplatz. Sein gradliniger Flug beginnt mit sanfter Steigung, allmählich hebt sich der Körper. Einmal in der Luft vermag das Tier große Strecken zu fliegen.

Gelangt der Käfer in die Rückenlage, so stemmt er das langausgestreckte erste und zweite Bein einer Seite in den Mull, während er mit dem ersten und zweiten Bein der anderen Seite scharrende Bewegungen in der Richtung vom Kopf nach der Abdominalspitze ausführt, wodurch eine Grube entsteht. Dabei hebt er das Abdomen an. Er verlagert nun seinen Schwerpunkt durch Herumbiegen des Hinterleibes nach der Seite der scharrenden Beine, überschlägt sich seitlich um die Körperlängsachse und gelangt in die Bauchlage, indem er in die soeben erwähnte Grube fällt. Auf glatten Flächen vermag sich der Käfer nur sehr schwer umzudrehen. Ich beobachtete, daß im Zuchtgefäß Käfer nach längeren vergeblichen Umkehrversuchen ruhig auf dem Rücken liegenblieben und sich

erst aufrichten konnten, wenn zufällig ein Artgenosse dicht an ihnen vorbeistreifte. Der auf dem Rücken liegende Käfer hakte dann sofort mit den Tarsenkrallen hinter die Tarsenglieder des vorbeilaufenden Tieres und gelangte ruckartig in die Normallage zurück.

Um das reizphysiologische Optimum festzustellen, wurde die Hertersche Temperaturorgel verwandt. Die Länge des Apparates betrug 36 cm. Im Abstand von 9 cm standen 5 Thermometer, die einem unterseits erwärmten, flachen Eisen aufstanden. Das Temperaturgefälle stieg von + 23,7° C über + 24,5° C, + 27,5° C, + 33° C auf + 52° C. 10 Käfer von *D. lardarius* wurden bei der niedrigsten Temperatur ausgesetzt. Anfangs liefen sie bis + 24,5° C und hielten sich hier etwa eine Minute auf. Dann machten alle einen Vorstoß bis etwa + 27,5° C. 6 blieben darauf bei etwa + 28° C ruhig stehen, während 4 Stück bis etwa + 32° C vordrangen. 3 von ihnen zeigten hier Schreckreaktion und kehrten spontan um, nur 1 hastete bis + 33° C, fiel hier auf den Rücken und starb. Von den 10 *D. vulpinus*-Imagines liefen 5 gleich bis über + 27,5° C und verblieben hier die ganze Zeit. Die anderen 5 pendelten von + 24,5° C bis 27,5° C hin und her. Das reizphysiologische Optimum beider Arten dürfte demnach etwa zwischen + 27° C bis + 28° C liegen. Diejenigen Tiere, die bei + 32° C umgekehrt waren, zogen, als sie in kühlere Umgebung gekommen waren, zunächst die Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge und rieben dann die Hinterbeine am vorgestreckten After. Zuletzt wurden die Mesotarsen an den Protarsen abgestrichen.

b) Kopulation.

Die Kopulationszeit beginnt Ende April, dauert zwei Monate und ist stark abhängig von der Temperatur. Ein Minimum von + 16° C bis + 18° C als durchschnittliche Tagestemperatur muß vorhanden sein, wenn die Kopulation stattfinden soll. Begegnet ein ♂ einem ♀, so wird letzteres erst betastet. Dann klettert das ♂ von rückwärts auf das ♀ und betrillert mit den Antennen das Halsschild des ♀. Das ♀ sitzt still und streicht mit dem Tarsus des Mittelbeines einer Seite an der Körperseite des ♂ entlang. Jetzt erscheint der rötlichgelbe Penis und tastet sich zur Vagina hin. In der Kopulationsstellung besteht ein Unterschied zwischen beiden Arten. Bei *D. vulpinus* sitzt das ♂ immer schräg nach der linken Seite hängend auf dem ♀, so daß die Längsachsen der Partner einen spitzen Winkel bilden. Die Tarsenkrallen der rechten Seite des ♂ verankern sich am Rande der rechten Flügeldecke des ♀. Der Penis, der beborstete, auseinanderklappbare Parameren besitzt, wird von der Seite in die Vagina eingeführt, dabei schieben sich die Parameren unter die Hinterleibspitze des ♀. Der Kopulationsakt dauert etwa 3 bis 5 Minuten. Nach der Kopulation verkriechen sich ♂ und ♀, letzteres bleibt oft einen Tag bis zur Eiablage verborgen. Eine einmalige Kopulation genügt für

die Befruchtung aller Eier des ♀, trotzdem findet häufigere Kopulation statt. Im Zuchtgefäß wurde selbst an einem toten ♀ die Kopulation von einem ♂ versucht. Das auf dem Rücken liegende tote ♀ wurde von dem ♂ betastet. Dann schob sich das ♂ unter die Elytren des ♀ und brachte es so von der Rückenlage in die Bauchlage. Sodann erfolgte ein Kopulationsversuch. Einige ♀♀ mit stark aufgetriebenem Abdomen zeigten eine besonders ausgeprägte Brunst. Sie kehrten die Hinterleibspitze immer wieder vor den Kopf des ♂, bis eine Kopulation erfolgte. Auch ein „Reiten" der ♀♀ auf den ♂♂ war zur Brunstzeit keine Seltenheit.

c) Eiablage.

Die Eiablage geht an dunklen Verstecken in der Nähe von geeigneter Nahrung für die Larven vor sich. So wurden die Eier in der Gefangenschaft meist auf den Boden des Aufzuchtgefäßes unter der 5 cm hohen Schicht von Exuvien abgelegt. Selbst in leeren Fliegentönnchen fand ich Eier vor. In meinem hölzernen Zuchtkasten traf ich wiederholt Eier in der Drahtgaze der Fächerdeckel an, so daß die schlüpfenden Lärvchen entrinnen konnten. In Freiheit bevorzugt die ♀ Imago die vorjährigen Gänge der erwachsenen Larven für die Eiablage (Abb. 22, S. 174). Niemals habe ich Eier an leicht verderblichen Stoffen vorgefunden. Zweimal ist es mir geglückt, die Eiablage eines ♀ zu beobachten. Das ♀ sucht einen dunklen Ort auf und dreht sich ein paar Mal um sich selbst, dann erscheint der etwa 1 mm lange, schlauchartige Legeapparat, und das Ei wird herausgepreßt. Ein Gelege besteht bei beiden Arten aus 6—8 Eiern, die alle dicht beieinander in einer Ebene liegen, aber doch einzeln isoliert sind. Nach der Ablage eines jeden Eies dreht sich das ♀ herum und betastet das Ei. In einem Falle wurde das soeben abgelegte Ei sofort wieder verzehrt. Angestellte Versuche bei demselben Zucht-♀, dem die Eier belassen wurden, zeigten, daß am nächsten Tage von 8 Eiern nur noch 3 übrig waren, demnach 5 verzehrt waren. Andere ♀♀ fraßen ihre Eier nicht, so daß das Fressen der eigenen Eier nur als eine durch die Verhältnisse der Gefangenschaft verursachte Anomalie zu gelten hat, wie man sie auch bei anderen Käfern beobachtet hat. Die Eiablage findet bei *D. lardarius* in der Mark Brandenburg von Ende April oder Anfang Mai bis Ende Juni statt. Bei *D. vulpinus*, von dem ich erst später Zuchtpaare erhielt, dauerte die Eiablage von Mitte Juli bis Mitte September. Es wurden bei 6 Zucht-♀ von *D. lardarius* die Zahl der abgelegten Eier gezählt, und täglich die 6 Zuchtbehälter auf Eigelege nachgesehen. Aus der Tabelle 1 geht hervor, daß zu Anfang Mai und Ende Juni nicht täglich Eier abgelegt wurden, während von Mitte Mai bis Mitte Juni fast täglich ein Gelege von 6 bis 8 Eier auffindbar war. Bei den 6 Zucht-♀ von *D. lardarius* schwankte die Eizahl der einzelnen ♀♀ zwischen einem Minimum von 102 bis zu einem Maximum von 174 Eiern für die gesamte Eiablageperiode. Bei *D. vulpinus* dauerte trotz vorgerückter Jahreszeit und

höherer Eierzahl die Ablegezeit auch 2 Monate. Ich zählte die Eier während der Legeperiode von 3 Zucht-♀. Eins von ihnen legte nur 198 Eier ab. Es handelt sich offenbar um ein ♀, das schon vorher Eier abgelegt hatte. Die beiden anderen legten je 648 und je 845 Eier (s. Tab. 2).

Die Zahl der Eier eines ♀ ist demnach bei *D. vulpinus* um das 8fache größer als bei *D. lardarius*. Dementsprechend sind die *D. vulpinus* Eier kleiner als bei *D. lardarius* (s. S. 143). Dies ist eine Bestätigung der bekannten Tatsache, daß bei hoher Eierzahl das Ei meist im Verhältnis zur ♀-Imago relativ kleiner wird.

d) Reaktion der Imago auf äußere Reize.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache der wechselnden Phototaxis der Imago. Wodsedalek (1913) beobachtete zuerst den Umschlag der Phototaxis innerhalb der Familie der *Dermestiden* bei *Trogoderma tarsale* Melsh., *Anthrenus scrophulariae* L. und *Attagenus piceus* Ol. Er kommt für alle drei Arten zu dem Schluß, daß das negative Reagieren auf Licht vom Schlüpfen des Jungkäfers bis zur erfolgten Eiablage des ♀ dauert. Erst nach der Fortpflanzungsperiode sollen die Tiere positiv phototaktisch werden. Durch meine Untersuchungen fand ich die Angabe Wodsedaleks (1913) insofern bestätigt, als die Imagines beider Geschlechter in der Kopulationszeit und Eiablageperiode stets negativ phototaktisch sind. Außerhalb dieser Zeit reagieren die Käfer bei Nahrungsmangel positiv phototaktisch. Sie zeigen sich dann als sehr unruhig, halten sich außerhalb ihrer Verstecke auf und stellen, sobald sie dem Licht ausgesetzt werden, Flugversuche an. Werden die Imagines dagegen reichlich mit Futter versehen, so bleiben sie in den Verstecken, auch wenn sie direkt ins Licht gestellt wurden. Auf dem schon erwähnten Skelettboden des Zoologischen Museum sah ich die Käfer nie an das Licht fliegend. Infolge reichlich vorhandenen Futters waren sie nie in der Zwangslage, die Nahrungsplätze zu wechseln.

Demnach ist der Ernährungszustand die physiologische Ursache für den Umschlag der Phototaxis außerhalb der Brutperiode.

Außerdem sind die Imagines beider Arten sehr empfindlich gegen Klopf- und Erschütterungsreize. Bei Erschütterungen verkriechen sie sich sofort in erreichbare Schlupfwinkel. Bei schwachen Reizen richtet sich die Imago auf den beiden ersten Beinpaaren auf, verharrt einen Augenblick in dieser Stellung und wittert mit den Antennen. In der Gefangenschaft werden die Käfer gegen Erschütterungsreize allmählich refraktär. Die Käfer reagieren auf Erschütterungen im Gegensatz zu den Larven nie durch Thanatose.

Erfaßt man jedoch eine Imago, so verfällt sie sofort in Thanatose, und zwar werden die Antennen in vorhandene Gruben an der Ventralseite des Thorax eingelegt, und die Beine stark angewinkelt. Die Thanatoseerscheinungen der beiden hier geschilderten *Dermestes*-Arten werden von Bleich (1928) in anderem Zusammenhang behandelt.

2. Embryonale Vorgänge.

Eine gewisse Luftfeuchtigkeit ist die Grundbedingung für eine gesicherte Entwicklung des Embryo. Außerdem schwankt die Embryonalzeit je nach Temperatur. Bei *D. lardarius* dauert die embryonale Entwicklung 7 bis 8 Tage, bei + 18° C bis + 20° C durchschnittlicher Tagestemperatur, bei *D. vulpinus* fiel sie bei + 26° C sogar bis auf 3 Tage herab (Tab. 3 u. 4).

Etwa im 2. Drittel der embryonalen Entwicklung beginnt sich das Ei allmählich auf der späteren Ventralseite einzukrümmen. Der Embryo füllt mehr und mehr das Eiinnere aus. Die Segmentierung des Keimes wird sichtbar. Auf dem Chorion zeichnet sich die embryonale Kutikula ab. Etwa nach 5 Tagen bei + 15° C. verfärbte sich bei *D. lardarius* die Chitinisierung einzelner Teile des Embryo unter dem Chorion. Deutlich treten dann die zu Büscheln angeordneten Haarborsten der einzelnen Tergite als 12 rotbraune Bänder in Erscheinung (s. Abb. 3). Die Borsten sind auf dem Brustabschnitt am kürzesten, während sie auf dem Abdomen wegen der Enge des Raumes um den Körper herumgewickelt sind. Sie liegen dorsal kreuzförmig übereinander. Die 6 Ozellen werden jederseits als rotbraune Punkte erkennbar. Bereits jetzt lassen sich die Artunterschiede insofern erkennen, als bei *D. lardarius* 2 Pseudocerci hervortreten, die, wie bereits erwähnt, bei *D. vulpinus* noch fehlen. Nun beginnen auch die Eigenbewegungen des Embryo. Die Ozellen werden seitwärts und rückwärts, die Mandibeln gegeneinander und auseinander geführt. Eine rhythmische, an der Verschiebung der Ozellen kenntliche Bewegung des Kopfes, wie sie z. B. Örtel (1924) bei *Carabus granulatus* L. als Begleiterscheinung der embryonalen Atmung beschreibt, konnte bei beiden *Dermestes*-Arten nicht festgestellt werden. Die Bewegung der Ozellen und der Mandibeln ist höchst ungleichmäßig und findet in verschiedenen Intervallen statt. Ebenso konnte ich Einbuchtungen oder Ausbeulungen des Chorions nicht beobachten.

Schließlich setzen am 6. Tage die Schlüpfwehen des Embryo ein. Das Chorion ist infolge des Wachstums des Embryo jetzt außerordentlich straff gespannt. Die vorher fest an die Innenfläche angepreßten Borstenhaarbüschel haben im Chorion Eindrücke hinterlassen. Diese Eindrücke liegen jetzt zwischen je 2 Haarbüscheln. Der Embryo hat sich durch Wachstum und Streckung um einen halben Zwischenraum zweier Büschel nach vorn geschoben. Die Konturen des Embryo treten plastisch auf dem Chorion hervor. Es beginnen die Vorwehen durch eine starke Einkrümmung der Ventralseite, so daß sich das Ei auf der Unterlage bewegt. Während dieser Vorwehen wird der Pulsschlag am Kopf besonders gut sichtbar. Ein kaum merkliches Zucken des Kopfes verrät ihn, während auf der Stirn sich eine Grube ein- und wieder ausstülpt. *In der Minute fanden 17 bis 20 Pulsschläge bei + 18° C statt, wenn der Embryo ruhig lag. Nach vorangegangenen Wehen stiegen die Pulsationen bis auf 50 Schläge und darüber an.* Nach jeder Vorwehe folgt eine

Tabelle 1.

Gesamteiablage von 6 ♀-Imagines von *Dermestes lardarius* L.

Die mittleren Monatstemperaturen für Mai und Juni betrugen + 18,4° C. bezw. + 20,2° C.

Datum 1926	Anzahl der abgelegten Eier der Zucht-♀						Bemerkungen
	♀ Nr. 1	♀ Nr. 2	♀ Nr. 3	♀ Nr. 4	♀ Nr. 5	♀ Nr. 6	
7. Mai . .	12	8	5	6	—	—	
14. „ . .	—	6	—	6	6	—	
20. „ . .	6	6	—	6	6	5	
21. „ . .	—	6	12	6	6	—	
22. „ . .	3	8	7	6	6	—	
23. „ . .	—	4	1	5	5	6	
24. „ . .	—	—	7	2	—	8	
25. „ . .	2	8	7	8	—	8	
26. „ . .	—	—	8	7	—	12	
27. „ . .	4	4	6	10	5	5	
28. „ . .	8	9	9	8	2	6	
29. „ . .	—	4	9	7	—	4	
30. „ . .	2	—	9	9	10	—	
31. „ . .	8	6	9	9	—	8	
1. Juni . .	10	6	9	5	6	6	
2. „ . .	5	7	—	8	7	6	
3. „ . .	—	7	5	4	8	10	
4. „ . .	—	—	—	8	—	6	
5. „ . .	—	—	6	—	8	—	
6. „ . .	5	4	—	6	—	8	
7. „ . .	—	—	4	8	8	8	
8. „ . .	2	—	5	6	2	4	
9. „ . .	3	4	—	—	3	4	
10. „ . .	11	8	8	6	5	8	
11. „ . .	—	1	1	6	10	7	
12. „ . .	—	—	—	6	—	—	
13. „ . .	—	—	6	5	8	—	
14. „ . .	8	—	—	—	1	6	
15. „ . .	—	—	—	6	—	8	♀ Nr. 1, 2 und 5 mit Salat gefüttert, in der Zeit keine Eiablage.
16. „ . .	—	—	7	5	—	8	
17. „ . .	—	—	—	—	—	—	
18. „ . .	6	—	—	—	—	—	♀ Nr. 3, 4 und 6 mit Salat gefüttert, in der Zeit kein Ei abgelegt.
19. „ . .	—	8	—	—	♀ tot	—	
20. „ . .	—	—	—	—	—	—	
21. „ . .	6	—	—	♀ tot	—	—	
22. „ . .	—	8	—	—	—	—	
29. „ . .	1	—	♀ tot	—	—	—	
Insgesamt:	102	122	140	174	112	151	

Tabelle 2.

Gesamteiablage von 3 ♀-Imagines von *Dermestes vulpinus* F.

Datum 1926	Eizahl des Zucht-♀ Nr. 1	Eizahl des Zucht-♀ Nr. 2	Eizahl des Zucht-♀ Nr. 3	Bemerkungen
15.—16. Juli . . .	26	6	32	
17.—19. „ . . .	96	22	40	
20. „ . . .	41	16	41	
21. „ . . .	61	11	51	
22. „ . . .	33	18	45	
23.—24. „ . . .	62	31	16	
25.—27. „ . . .	86	24	45	
28.—29. „ . . .	27	25	48	
30. „ . . .	27	3	15	
31. „ . . .	20	6	29	
1.— 2. August . .	34	13	36	
3.— 4. „ . .	65	9	35	
5.— 9. „ . .	84	2	—	
10.—14. „ . .	51	12	38	
15.—18. „ . .	79	—	65	
19.—20. „ . .	14	—	45	
21.—25. „ . .	—	—	—	
26.—27. „ . .	10	—	3	
28.—31. „ . .	4	—	7	
1.— 2. Sept. . .	17	—	19	
3.— 7. „ . . .	9	♀ tot	30	
8.—12. „ . . .	3	—	8	
13.—15. „ . . .	—	—	—	
Insgesamt:	845	198	648	

Die mittleren Monatstemperaturen für Juli, August und September betrugen + 23,7° C, bezw. + 22° C., bezw. 21,3° C.

verschieden lange Ruhepause. Meistenteils erst kurz vor dem Schlüpfen treten die Hauptwehen ein. Hierbei spielen Kopf und Beinpaare eine besondere Rolle. *Der Kopf wird auf das Prosternit gesenkt und die 3 Beinpaare bis an die Mundwerkzeuge angewinkelt. Die Extremitäten stemmen sich so kräftig gegen das Chorion, daß sie sich in ihren Konturen deutlich abheben. Gleichzeitig ziehen sich die einzelnen Segmente von hinten nach vorn teleskopartig infolge Muskelwirkung auseinander. Das schon spröde Chorion wird dadurch am Kopf stark beansprucht. Jetzt wird der gesenkte Kopf langsam nach oben gehoben, wobei die Mandibeln gespreizt sind. Dieser Vorgang wiederholt sich 3 bis 5 mal, bis schließlich das Chorion über der Stirn einreißt.* Damit ist die Eihülle durchbrochen, und das Schlüpfen der Larve beginnt.

Tabelle 3.

Embryonale Entwicklungsdauer von *Dermestes lardarius* L.

Mai 1926.

Nr. des Zucht-♀	Eier-anzahl	Tag der Eiablage	Schlüpfen der Junglarve	Dauer in Tagen	Durch-schnitts-Temperatur	Haltungs-weise
1	12	7. Mai 26	16. Mai 26	9	+ 17,0° C	feucht
2	6	14. „ „	21. „ „	7	+ 18,3° C	„
2	20	20. „ „	27. „ „	7	+ 19,5° C	„
2	8	22. „ „	30. „ „	8	+ 19,7° C	„
2	4	23. „ „	31. „ „	8	+ 19,9° C	„
3	5	7. „ „	15. „ „	8	+ 17,0° C	„
3	7	22. „ „	30. „ „	8	+ 19,7° C	„
3	7	24. „ „	31. „ „	7	+ 20,0° C	„
3	8	26. „ „	2. Juni „	7	+ 18.9° C	„
4	12	14. „ „	21. Mai „	7	+ 18,3° C	„
4	12	20. „ „	28. „ „	8	+ 19.5° C	„
4	6	12. Juni „	20. Juni „	8	+ 20,0° C	„
5	6	22. Mai „	30. Mai „	8	+ 19,7° C	„
5	5	23. „ „	31. „ „	8	+ 19.9° C	„
6	5	20. „ „	27. „ „	7	+ 19,5° C	„
6	6	23. „ „	31. „ „	8	+ 19,9° C	„
6	8	24. „ „	1. Juni „	8	+ 19,9° C	„

Tabelle 4.

Embryonale Entwicklungsdauer von *Dermestes vulpinus* F.

Juli 1926.

1	1 Gelege	15. Juli 26	18. Juli 26	3	+ 27,0° C	feucht
2	„	15. „ „	vertrocknet	—	+ 27,0° C	„
3	„	16. „ „	19. Juli 26	3	+ 26,0° C	„
3	„	17. „ „	20. „ „	3	+ 26.3° C	„
1	„	18. „ „	21. „ „	3	+ 26,2° C	„
2	„	18. „ „	21. „ „	3	+ 26,2° C	„
3	„	21. „ „	25. „ „	4	+ 23,4° C	„
2	„	21. „ „	25. „ „	4	+ 23,4° C	„
1	„	30. „ „	3. Aug. „	4	+ 22,4° C	„
2	„	30. „ „	4. „ „	5	+ 22,7° C	„
3	„	31. „ „	5. „ „	5	+ 23,1° C	„
1	„	1. Aug. „	6. „ „	5	+ 23,0° C	„
2	„	1. „ „	6. „ „	5	+ 23,2° C	„
1	„	3. „ „	8. „ „	5	+ 23,7° C	„
3	„	3. „ „	8. „ „	5	+ 23,8° C	„

Jedes Gelege bestand aus 6 bis 8 Eiern.
Von den aus einem Gelege schlüpfenden Junglarven wurde das Mittel ihrer embryonalen Entwicklungsdauer berechnet.

Tabelle 5.

Larvenhäutungen von *Dermestes lardarius* L.
von Mitte Mai bis Mitte Juni 1926
bei trockener Haltung.

	Schlüpftag 15. V. 1926	Larve 1 ?	Larve 2 ♂	Larve 3 ♂	Larve 4 ♂	Larve 5 ♂	Im Durchschnitt
I. Stadium	vom	15. V. 26	15. V. 26	15. V. 26	15. V. 26	15. V. 26	
	bis	23. V. 26	22. V. 26	24. V. 26	24. R. 26	23. V. 26	
	Durchschnitts-Temperatur in °C	18,6	18,5	18,8	18,8	18,6	18,7
	Dauer in Tagen	**9**	**8**	**10**	**10**	**9**	**9**
II. Stadium	vom	24. V. 26	23. V. 26	25. V. 26	25. V. 26	24. V. 26	
	bis	29. V. 26	28. V. 26	28. V. 26	28. V. 26	29. V. 26	
	Durchschnitts-Temperatur in °C	20,0	20,2	20,2	20,2	20,0	20,1
	Dauer in Tagen	**6**	**5**	**5**	**5**	**6**	**5**
III. Stadium	vom	30. V. 26	29. V. 26	29. V. 26	29. V. 26	30. V. 26	
	bis	+	5. VI. 26	1. VI. 26	1. VI. 26	2. VI. 26	
	Durchschnitts-Temperatur in °C		19,5	19,7	19,7	19,8	19,7
	Dauer in Tagen		**8**	**4**	**4**	**4**	**5**
IV. Stadium	vom		6. VI. 26	2. VI. 26	2. VI. 26	3. VI. 26	
	bis		11. VI. 26	7. VI. 26	7. VI. 26	10. VI. 26	
	Durchschnitts-Temperatur in °C		20° C	19,1	19,1	19,5	19,4
	Dauer in Tagen		**6**	**6**	**6**	**8**	**6**
V. Stadium	vom		12. VI. 26	8. VI. 26	8. VI. 26	11. VI. 26	
	bis						
	Durchschnitts-Temperatur in °C						
	Dauer in Tagen						

Die larvale Metamorphose dauert bei 4 Häutungen im Durchschnitt = 25 Tage bei durchschnittlich 19,5° C.

Tabelle 6.

Larvenhäutungen von *Dermestes lardarius* L.

von Mitte Mai bis Mitte Juni 1926
bei feuchter und dunkler Haltung.

	Schlüpftag 18. V. 26	Larve 1 ♂	Larve 2 ?	Larve 3 ♀	Schlüpftag 20. V. 26	Larve 1 ♂	Larve 2 ♂	Larve 3 ♂
I. Stadium	vom	18. V. 26	18. V. 26	18. V. 26		20. V. 26	20. V. 26	20. V. 26
	bis	25. V. 26	25. V. 26	26. V. 26		26. V. 26	26. V. 26	26. V. 26
	Durchschnitts-Temperatur in ° C	19.1	19.1	19.2		19.5	19.5	19.5
	Dauer in Tagen	**8**	**8**	**9**		**7**	**7**	**7**
II. Stadium	vom	26. V. 26	31. V. 26	27. V. 26		27. V. 26	27. V. 26	27. V. 26
	bis	5. VI. 26	—	2. VI. 26		2. VI. 26	31. V. 26	30. V. 29
	Durchschnitts-Temperatur in ° C	19.6		19.9		19.9	19.8	19.8
	Dauer in Tagen	**11**		**7**		**7**	**5**	**4**
III. Stadium	vom	6. VI. 26		3. VI. 26		3. VI. 26	1. VI. 26	31. V. 26
	bis	9. VI. 26		7. VI. 26		7. VI. 26	6. VI. 26	5. VI. 26
	Durchschnitts-Temperatur in ° C	19.6		18.9		18.9	19.3	19.5
	Dauer in Tagen	**4**		**5**		**5**	**6**	**6**
IV. Stadium	vom	10. VI. 26		8. VI. 26		8. VI. 26	7. VI. 26	6. VI. 26
	bis	16. VI. 26		15. VI. 26		16. VI. 26	15. VI. 26	15. VI. 26
	Durchschnitts-Temperatur in ° C	20.6		20.5		20.6	20.4	20.2
	Dauer in Tagen	**7**		**8**		**9**	**9**	**10**
V. Stadium	vom	17. VI. 26		16. VI. 26		17. VI 26	16. VI. 26	16. VI. 26
	bis	—		21. VI. 26		—	—	—
	Durchschnitts-Temperatur in ° C			19.8				
	Dauer in Tagen			**6**				
VI. Stadium	vom			22. VI. 26				
	bis							
	Durchschnitts-Temperatur in ° C							
	Dauer in Tagen							

Die larvale Metamorphose dauerte
bei 4 Häutungen = 30 Tage bei 19,7° C 27 Tage bei 19,7° C
bei 5 Häutungen = 35 Tage bei 19,7° C.

Tabelle 7.

Larvenhäutungen von *Dermestes lardarius* L.

von Ende Mai bis Anfang Juni 1926

bei trockener Haltung im Thermostaten bei 28° C.

	Schlüpftag 21. V. 26	Larve 1 ?	Larve 2 ♀	Larve 3 ♂	Larve 4 ♂	Larve 5 ♂	Larve 6 ♂	Larve 7 ?	Im Durchschnitt
I. Stadium	vom	21. V. 26	21. V. 26	21. V. 26	21. V. 26	21. V. 26	21. V. 26	21. V. 26	
	bis	26. V. 26	27. V. 26	25. V. 26	27. V. 26	25. V. 26	25. V. 26	26. V. 26	
	Temperatur	bei konstanter Temperatur von 28° C							
	Dauer in Tagen	6	7	5	7	5	5	6	6
II. Stadium	vom	27. V. 26	28. V. 26	26. V. 26	28. V. 26	26. V. 26	26. V. 26	27. V. 26	
	bis	28. V. 26	31. V. 26	27. V. 26	29. V. 26	27. V. 25	27. V. 26	28. V. 26	
	Temperatur	bei konstanter Temperatur von 28° C							
	Dauer in Tagen	2	4	2	2	2	2	2	2
III. Stadium	vom	29. V. 26	1. VI. 26	28. V. 26	30. V. 26	28. V. 26	28. V. 26	29. V. 26	
	bis	31. V. 26	3. VI. 26	29. V. 26	2. VI. 26	29. V. 26	29. V. 26	31. V. 26	
	Temperatur	bei konstanter Temperatur von 28° C							
	Dauer in Tagen	3	3	2	3	2	2	3	3
IV. Stadium	vom	1. VI. 26	4. VI. 26	30. V. 26	3. VI. 26	30. V. 26	30. V. 26	1. VI. 26	
	bis	2. VI. 26	5. VI. 26	2. VI. 26	4. VI. 26	2. VI. 26	2. VI. 26	2. VI. 26	
	Temperatur	bei konstanter Temperatur von 28° C							
	Dauer in Tagen	2	2	3	2	3	3	2	2
V. Stadium	vom	3. VI. 26	6. VI. 26	3. VI. 26	5. VI. 26	3. VI. 26	3. VI. 26	3. VI. 26	
	bis	+	9. VI 26	5. VI. 26	8. VI. 26	5. VI. 26	6. VI. 26	+	
	Temperatur	bei konstanter Temperatur von 28° C							
	Dauer in Tagen		4	3	4	3	4		4
VI. Stadium	vom		10. VI. 26	6. VI. 26	9. VI. 26	6. VI. 26	7. VI. 26		
	bis		13. VI. 26						
	Temperatur		28° C						
	Dauer in Tagen		4						
VII. Stadium	vom		14. V. 26						
	bis								
	Temperatur								
	Dauer in Tagen								

Bei konstanter Temperatur von 28° C und trockener Haltung dauert die larvale Metamorphose bei 5 Häutungen = 17 Tage im Durchschnitt
bei 6 Häutungen = 24 Tage im Durchschnitt.

3. Biologie der Larve.

Wie sich im Laufe der Untersuchung ergab, läßt sich die Gesamtlebenszeit beider Larvenarten in 2 Abschnitte gliedern. Der 1. Abschnitt umfaßt je nach den Bedingungen des Lebensraumes 1—5 bei *D. lardarius*, bezw. bei *D. vulpinus* 1—6 Häutungen. Während dieser Periode liegt die Larve ausschließlich ihrer Ernährung ob. Im 2. Lebensabschnitt, der nach der vorletzten Häutung beginnt und mit dem Präpupalstadium schließt, wird nur noch gelegentlich Nahrung aufgenommen. Die Larve begibt sich auf die Wanderung, um einen geeigneten Ort für die Puppenruhe aufzusuchen.

a) Das Schlüpfen der Junglarve.

Beim Schlüpfen der Junglarve erscheinen zuerst die Antennen, dann folgen die Mundwerkzeuge und der Kopf. Durch Einkrümmen des Hinterleibes bekommt die Larve ihre Gliedmaßen nach und nach frei. Zuletzt folgt das Abdomen, an dem meist die Chorionhülle noch für kurze Zeit hängen bleibt. Die eben geschlüpfte Larve hat die Farbe getrübten Glases. Außer den rotbraunen Haarborsten und den schwarzbraunen Mandibelspitzen ist der übrige Körper unausgefärbt. Bis zur Ausfärbung und Erhärtung des Chitins bleiben die Larven verborgen. *Im Dunkeln dauert die Ausfärbung bei etwa + 18° C 1—2 Tage, dem direkten Tageslicht ausgesetzte Lärvchen sind bei + 20° C bis + 23° C in 5—6 Stunden ausgefärbt.* Beim Schlüpfen schluckt die Junglarve Luft und vergrößert dadurch ihr Volumen. Wie eine aneinandergereihte, doppelte Perlenschnur ziehen sich die Luftbläschen im Mitteldarm hin und werden passiv durch die Darmperistaltik mitbewegt.

b) Lebensweise der Larve bis zur vorletzten Häutung.

Gleich nach dem Ausfärben nimmt die Junglarve Nahrung auf, die sich immer in nächster Nähe der Eiablagestelle befindet. *Bis zur vorletzten Häutung verlassen die immer in Scharen auftretenden Larven nicht die nächste Umgebung ihrer Fraßplätze.* Können sie in vernachlässigten Räumen ihr Zerstörungswerk ungestört verrichten, so fallen die von ihnen herrührenden oft bis zu 15 cm hohen Mullhaufen ins Auge. Die Abfallhaufen bestehen hauptsächlich aus abgestreiften Larvenhäuten, Exkrementen und Schrotmehl. In diesen Haufen hält sich die Larve gern am Tage verborgen, ohne zu fressen. Nur bei Nacht und an dunklen Orten wird Nahrung aufgenommen. Ein eigentümlich modriger Geruch macht sich in der Nähe der Larven bemerkbar, der von Hautdrüsensekret herrühren dürfte. Der dichte Haarpelz — charakteristisch für sämtliche *Dermestiden*-Larven — hält alle Fremdkörper vom Larvenkörper fern.

Bei Störungen laufen die Larven davon, um möglichst schnell ein Versteck zu finden. Wartet man eine Weile ruhig, so kommen sie wieder

hervor, bleiben erst einen Augenblick stehen, richten sich auf den ersten beiden Beinpaaren auf und heben den sonst hängenden Kopf, um mit schräg vorwärts gestreckten Antennen zu wittern. Bleibt alles ruhig, so gehen sie ihrer alten Beschäftigung wieder nach. In ihren Bewegungen sind alle Stadien bis zur vorletzten Häutung im Gegensatz zur erwachsenen Larve flink und gewandt. Das vorgestreckte Pygopodium dient beiden Arten als Nachschieber auf glatten Flächen und wird nach Art der Spannerraupen als Stützpunkt bei der Vorwärtsbewegung gebraucht. Beim Klettern dient das Pygopodium, das sich auf der Unterlage verankert, als Stützhebel.

Die Larve bleibt ihr ganzes Leben hindurch negativ phototaktisch. Auf Berührungs- und Erschütterungsreize hin reagieren beide Larven-

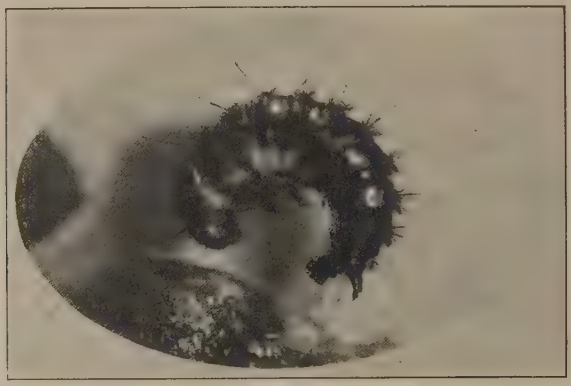


Abb. 18. Thanatosestellung erwachsener Larve von *Dermestes lardarius* L. auf der Seite liegend. 10× vergr.

arten noch ausgesprochener als die Imagines durch Flucht. Nimmt man ein von Larven befallenes Fell z. B. in die Hand, so lassen sich die Larven augenblicklich zur Erde fallen. Auf sehr starke Erschütterungen und Ergreifen mit den Fingern oder einer Pinzette antworten die Larven mit Thanatose (Abb. 18). Jeder Versuch, Larven des I. und II. Stadiums in Thanatose zu versetzen, mißglückte. Noch beim III. Stadium gelang es nicht immer, die Reaktion hervorzurufen. Während in den IV., V. und event. folgenden Stadien die Reaktionsfähigkeit stetig anstieg und die Thanatosedauer deutlich zunahm. *Demnach ist der Thanatosereflex im I. und II. Stadium noch nicht fixiert.*

Im allgemeinen besteht die Nahrung der Junglarven aus toten, animalischen Stoffen, so bevorzugen *D. vulpinus*-Larven Felle und Häute, *D. lardarius*-Larven Schinken, Speck, Käse, Fleisch u. dgl. Schon Frisch (1736) beobachtete, daß die *Dermestes*-Larven trockene, ältere Waren mit Vorliebe angehen. Frisches Fett oder Talg z. B. verklebt, wie ich beobachtete, die Mundwerkzeuge und wird deswegen gemieden. In der

Gefangenschaft ließen sich die Larven sogar zur gelegentlichen Annahme frischer, vegetabilischer Kost bewegen. Die Fraßspuren der Larven beider Arten zeigt ein Salatblatt in Abb. 19. Bei dieser Ernährungsweise waren die Fäkalien flüssiger und der Mitteldarm zeichnete sich bei eben gehäuteten Larven nach dem Verzehren von Salat als schwarzes Band ab. Sonst hängen die weißlich-gelben, festen Exkremente ketten- und wurstartig aneinander und sind außen von einer festen Hülle umgeben (Abb. 20).

Bei starkem Futtermangel bleibt das Chitin hell und der gelbliche Fettkörper darunter scheint durch, was der Junglarve ein eigentümlich verwaschenes Aussehen verleiht. Bei diesen unterernährten Larven wurde des öfteren Kannibalismus beobachtet. Außerdem verzehren die Larven bei Nahrungsmangel ihre eigenen Exuvien.

Abb. 19. Voneinander ununterscheidbarer Larvenfraß von *Dermestes lardarius* L. und *vulpinus* F. an Salatblatt.

Die Larven beider Arten kommen bei uns meist in menschlichen Bauten vor. Schon Taschenberg gibt an, daß *D. lardarius*-Larven sich gelegentlich auch im Freien an ziemlich trocken gewordenem Aas vorfinden. Larven verschiedener *Dermestiden* – darunter *D. vulpinus* — werden in Taubenschlägen und Vogelnestern gefunden (v. Lengerken 1927).

Gelegentlich sind *Dermestes*-Arten (*lardarius* L., *undulatus* L., *frischii* Kol.) sogar an im Freien liegenden, menschlichen Leichen aufgetreten (Megnin 1894). Für die Gerichtsmedizin ist von Bedeutung, daß man auf Grund des Vorhandenseins der genannten Arten Schlüsse auf die Zeitdauer ziehen kann, während welcher der Leichnam an Ort und Stelle gelegen hat. Wenn nämlich *Dermestes*-Arten vorgefunden werden, so müssen 3—6 Monate seit dem Tode verstrichen sein. In den Vereinigten Staaten von Nordamerika z. B. treten beide Arten häufig im Freien auf. In Frankreich wird die Larve von *D. lardarius* sogar der Seidenraupenzucht schädlich. Der Käfer legt seine Eier auf das eierlegende ♀ von *Bombyx mori* L. Die schlüpfenden *Dermestes*-Larven verzehren den Körper des nach der Eiablage absterbenden Schmetterlings-♀ und fressen außerdem noch die Eier auf (Girard 1872).

Ferner zerstören Käfer und Larven unterirdische Wespennester (Meyer 1912), Honigwaben und geräucherte, (*D. lardarius*, Sacharow 1921) sowie getrocknete Fische (*D. frischii* Kugel, Sacharow 1921).

c) Lebensweise der Larve nach der vorletzten Häutung.

Unmittelbar nach vollendeter vorletzter Häutung werden die Larven unruhig. Der Nahrungstrieb hört mitunter ganz auf und an seine Stelle tritt der Wandertrieb. Die Tiere verlassen ihre alten Fraßplätze und beginnen, einen geeigneten Ort für die Verpuppung zu suchen. *Die wandernde Larve hinterläßt dabei wie eine kleine Besenwalze typische 4—5 mm breite Laufspuren auf staubigen Fußböden. Mit den seitlich-rückwärts gerichteten Borsten schiebt die Larve nach Art eines Schnee-*

Abb. 20. Exkremente von Larven und Imagines von *Dermestes lardarius* L.

pfluges den Staub beiseite. Alles, was der Larve in den Weg kommt, wird wahllos mit den Mandibeln durchbohrt. Der Wandertrieb wie die Bohrtätigkeit der Larve bleibt nicht nur auf die hier behandelten beiden Arten beschränkt, sondern ich fand ihn ebenso typisch bei *Attagenus pellio* L. und *Anthrenus scrophulariae* L. vor. Zacher (1926) stellte außerdem für die *Dermestide Trogoderma granarium* Everts, die in letzter Zeit aus Indien eingeschleppt wurde, fest, daß sie ihre Nahrungsplätze verläßt, um sich ein Versteck für die Puppe zu suchen. Er sagt an betreffender Stelle: „Bereits bei meiner ersten Besichtigung des Vorkommens in einer norddeutschen Brauerei bemerkte ich, daß nicht nur das Malz von Larven wimmelte, sondern daß sie auch in überaus großer Zahl daraus auswanderten und in den Fugen der Silowände saßen. Diese Angewohnheit, aus dem Malz herauszuwandern und in enge Spalten hineinzukriechen, konnte ich dann auch im Laboratorium beobachten." Leider gibt Zacher nicht an, in welchem Stadium die auswandernden Larven standen. Im übrigen hat Zacher ebenso wie Voelkel (1924) sich diesen Wandertrieb zur Bekämpfung der Larven von *Trogoderma granarium* Everts zunutze

gemacht, indem er geeignete Unterschlupfmöglichkeiten schuf, in die sich die Larven hineinzogen und wo sie vernichtet werden konnten. Ebensolche Versuche stellte ich bei meinen beiden *Dermestes*-Arten an und hatte recht gute Erfolge damit. Abb. 21 und 22 zeigen einen Flaschenkorken und ein Torfstück, die von den Larven angenommen und siebartig durchlöchert wurden. Ein anderer erst kürzlich erschienener Bericht von Pfeffer 1927 befaßt sich mit *D. lardarius* als Schädiger der Holzbauten. Er sagt dort[1]): „Nach der dritten Häutung wurden die Larven sehr un-

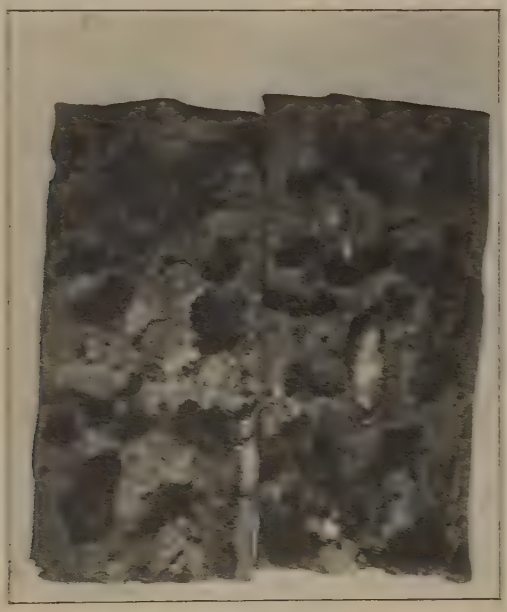


Abb. 21. Fraßgänge der „Wander"-Larven von *Dermestes vulpinus F.* in einem durchbohrten Korken.

ruhig, schließlich bohrten sie sich in die Holzbalken ein, die aus sehr weichem Fichtenholz bestanden. Das Frühholz der Jahresringe, die bis 5 mm breit waren, wurde von den Larven zu ihren Gängen ausersehen, während das Herbstholz intakt blieb. Die Gänge durchflechten sich zuerst schlangenförmig, endlich enden sie gerade mit ganz unmerklich ausgeöffneter Wiege, in der sich die Larve verpuppt. Die Larvengänge sind fast leer, ohne Holzmehl, nur hier und da findet man einen kleinen Kothaufen und Holzspäne. Aus dem Vorausgehenden ersieht man, daß das Holz von den Speckkäferlarven zwar gefressen wird, aber dieses Angreifen des Holzes scheint durch sekundäre Ursachen hervorgerufen zu sein." *Wenn*

[1]) Verkürzte Wiedergabe.

Pfeffer *dabei annimmt, daß die Larve Holz frißt, so ist das ein häufig in der Dermestes-Literatur angetroffener Trugschluß. Nach eingehenden Untersuchungen und Experimenten überzeugte ich mich, daß die beiden Dermestes-Larven niemals das Material auffressen, in das sie sich einbohren.* Zahlreiche Untersuchungen des Darminhaltes verliefen in bezug auf chemischen Nachweis von Cellulose stets negativ. *Die Larven der Speckkäfer benutzen, wie ich verschiedentlich feststellen konnte, ihren Haarbesatz zum Ausfegen ihrer selbst angelegten Gänge,* wie es von der

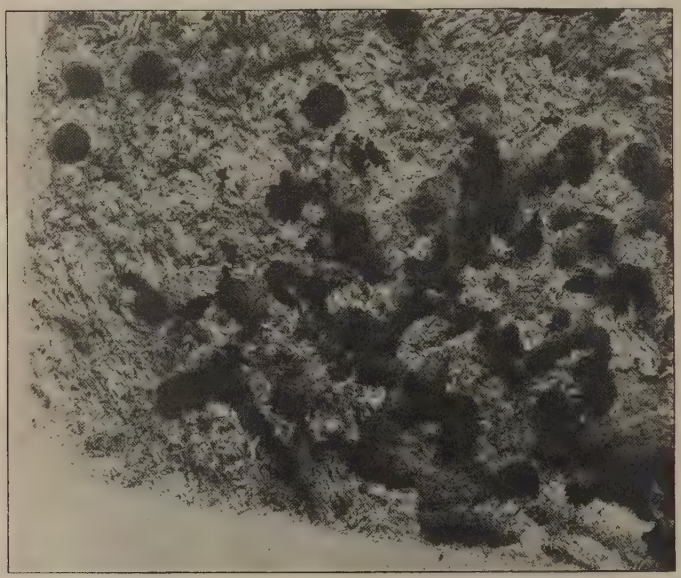


Abb. 22. Freigelegte Gänge der „Wander"-Larven von *Dermestes vulpinus* F. in Torfmull. Rechts unten zwei Eier. (Pfeil.)

Drilus-Larve schon bekannt ist (v. Lengerken 1927). Indem die Larve rückwärts kriecht, befördert sie nach Art einer kleinen Besenwalze das geschrotete Material aus den Gängen heraus.

Dadurch, daß die Larve sich zur Verpuppung in verschiedene Substanzen einbohrt, richtet sie unter Umständen großen Schaden an. In der Literatur finden sich Angaben über angerichteten Fraßschaden beider *Dermestes*-Larven an den verschiedensten Stoffen. *D. vulpinus*-Larven legen z. B. Gänge in Tabakballen und Zigarren (Gernet 1866) an, um sich darin zu verpuppen (Reh 1927). Ebenso wurden Wollwaren einer Schiffsladung von *D. vulpinus*-Larven durchlöchert (Reh). Schon Frisch (1736) berichtet, daß *D. lardarius*-Larven modrige Bücher gern befallen. Nach mündlicher Mitteilung von Prof. Heymons traten während des Krieges die Larven von *Dermestes lardarius* L. als verderbliche Schädlinge in einer Berliner

Schuhwarenfabrik auf, und zwar hatten sich die Larven zahlreich in die ledernen Sohlen von Filzpantoffeln zur Verpuppung eingebohrt. In Nordamerika tritt *D. vulpinus* F. („Leather beetle") als Schädiger von Schuhwaren auf. Diese wenigen Angaben genügen schon, um klarzulegen, daß die Larven der Speckkäfer keineswegs wählerisch in bezug auf die Auswahl des Ortes ihrer Verpuppung sind. Ich bin geneigt, die Ansicht zu vertreten, daß jedweder Stoff, soweit er von den Larvenmandibeln zerkleinert werden kann und sofern er überhaupt zur Anlage der Puppenwiege geeignet ist, von der erwachsenen Larve zum Einbohren benutzt werden kann.

Nach langen vergeblichen Experimenten glückte es schließlich, die erwachsenen Larven auch in ihren Gängen zu beobachten. Ich benutzte dazu den schon eingangs beschriebenen Schauglasrahmen. Zwischen seine Scheiben klemmte ich schmal geschnittene Torfstreifen von 5 mm Dicke. Die eingesetzten erwachsenen Larven beider Arten bohrten sich bald in die Torfstücke ein, wobei ich folgende Beobachtungen anstellte:

Die keilförmigen Mandibeln schneiden nach dem Prinzip der Schere kleine Torffetzen ab. Schon nach einigen Minuten schiebt sich der Kopf mit dem überwölbten Prothorax in die Torfmasse. Die Ozellen sind während des Bohrens durch die bereits genannten chitinigen dachartigen Vorwölbungen vor Verunreinigungen geschützt. Das Bohrmehl wird auf den gesenkten Kopf geschoben und wird von hier mittels der Borsten nach rückwärts transportiert. Ist der Hinterleib in der Substanz verschwunden, so dienen die Pseudocerci als Anker für den Körper, indem sie gegen die Gangdecke gepreßt werden. Die dicht an den Körper angewinkelten Beinpaare stützen sich gegen die Gangseiten. Die Behaarung sorgt dafür, daß das Bohrschrot den Körper nicht verunreinigt. Die Gänge der Larve verlaufen bei beiden Arten meist gerade. Am Ende der manchmal bis zu fast einem halben Meter langen Gänge (Day 1922) wird die etwas erweiterte, horizontale Puppenwiege angelegt.

c) Präpupalstadium.

Nachdem die erwachsene Larve kein Futter mehr aufgenommen und ihren Darm völlig entleert hat, verfällt sie in einen lethargischen Zustand. Hat sie bis zu diesem Zeitpunkt keinen sicheren Unterschlupf gefunden, so ist sie ihren zahlreichen Feinden — darunter ihren eigenen Artgenossen bei Futtermangel — meist preisgegeben und deswegen verloren. Ihr Borstenkleid bietet im allgemeinen keinen Schutz gegen das Gefressenwerden. So werden die Larven, wie ich feststellen konnte, von Mäusen, Eidechsen und vom Igel gern als Futter genommen. Die mit *Dermestes* sehr oft in Gemeinschaft auftretenden *Cleriden Necrobia ruficollis* F. und *Necrobia rufipes* de Geer fressen nach Escherich (1923) und Andres 1927 die Larven der Speckkäfer und können diese stark dezimieren.

Das Präpupalstadium dauert je nach Geschlecht und Temperatur verschieden lange.

4. Biologie der Puppe.

Dem Abstreifen der letzten Larvenhaut geht ein Krümmen des Abdomens voraus, wobei der Kopf sich nach der Brust neigt. Infolge der gekrümmten Haltung reißt die Dorsalsutur der Thorakalsegmente auf. Aus dem so entstandenen Riß schlüpft die Puppe, indem sie durch schlagende Bewegungen des Abdomens sich von der Hülle befreit. Liegt die Puppe frei, so bleibt sie in der aufgerissenen, letzten Larvenexuvie stecken. Hat die erwachsene Larve sich einbohren können, so verstopft sie mit der abgestreiften Exuvie den Eingang zur Puppenwiege. Die trockene, hartgewordene Larvenhaut bildet auf diese Weise einen guten Verschluß gegen die Außenwelt. In der Puppenwiege ruht die Puppe in der Rückenlage. Die Wiege ist elliptisch und je nach Geschlecht der Puppe bei *D. vulpinus* 10 bis 11 mm lang, sowie 3,5 bis 4 mm breit, bei *D. lardarius* etwas kleiner. Sie ist eine einfache Fortsetzung des Larvenganges. Ihre Innenwand erweist sich als von den Mandibeln geglättet.

Die Dauer des Puppenstadiums schwankt je nach Temperatur und Feuchtigkeit zwischen 8 bis 14 Tagen. Die Puppe verlangt eine gewisse Feuchtigkeit ebenso wie der Embryo. Liegt die Puppe ungeschützt, so fällt sie meist den Larven ihrer eigenen Art zum Opfer.

Etwa 2 Tage vor dem Schlüpfen des Jungkäfers beginnt dieser sich unter der Puppenkutikula zu verfärben. Das Kopfschild wird rotbraun und die Flügeldecken und die Bauchseite nehmen mit den Beinpaaren eine rotbraune Farbe an.

5. Biologie des Jungkäfers.

Das Schlüpfen des Jungkäfers beider Arten aus der Puppenhülle bei etwa + 20° C währt 3 bis 4 Stunden, bei kalter Witterung jedoch bis zu 2 Tagen. Die Pseudocerci der Puppe haken beim Schlüpfen in den Boden ein und erleichtern so dem Käfer das Herausziehen des Körpers aus der Puppenexuvie. Der frischgeschlüpfte Jungkäfer bleibt zuerst bis zum Ausfärben und zur Erhärtung des Chitins in der Puppenwiege, wo er auch meist noch den folgenden Winter verbringt. Künstliche Erwärmung ließ ihn auch dann hervorkommen und sofort positiv phototaktisch werden, während er sonst im Winter stark negativ phototaktisch ist, eine Folge des fehlenden Nahrungstriebes, der im Winter ganz erlischt.

Bei meinen Versuchstieren schlüpften zuerst die ♂♂, und etwa einen Monat später die ♀♀. Dieselbe Beobachtung machte Voelkel (1924) bei *Trogoderma granarium* Ev. Mit den ersten warmen Tagen Ende März beginnt der einmonatliche Frühjahrsfraß zur Reifung der Geschlechtsorgane. Findet der Käfer an den vorjährigen Fraßplätzen der Larven nicht genügend Nahrung, wird er positiv phototaktisch und wandert aus.

III. Der Einfluß innerer und äußerer Faktoren auf die Zahl und Dauer der Larvenhäutungen.

Wir wissen, daß die Zahl der Häutungen bei den *Dermestiden*-Larven inkonstant ist. Worauf sind diese Schwankungen in der Häutungszahl zurückzuführen?

Abgesehen von paurometabolen Arten (Ephemeriden und Odonaten) sowie ametabolen Insekten ist auch bei Schmetterlingen eine wechselnde Zahl von Häutungen beobachtet worden. Sehr interessante und umfangreiche Untersuchungen über den Einfluß einer Reihe von Faktoren auf die Häutung von *Tineola biselliella* Hum. hat Titschack (1926) angestellt. Er unterscheidet zwischen inneren (z. B. Geschlecht und individuellen Eigenschaften) und äußeren Faktoren (wie Licht, Temperatur, Feuchtigkeit und Ernährung).

Überzählige Häutungen sind auch von anderen Schmetterlingsarten bekannt. Schon Nüßlin (1913) erwähnt, daß bei der Nonne (*Lymantria monacha* L) 4 bis 5 Häutungen vorkommen. Eckstein (1924) berichtet dasselbe von der Forleule (*Panolis piniperda* Panz.). Klatt (1920) beobachtete, daß die Schwammspinner-♂♂ (*Lymantria dispar* L.) sich 4 bis 5mal häuten. Hellins (1888) gibt für die ♂♂ vom Schlehenspinner (*Orgya antiqua* L.) 3 bis 4, für die ♀♀ 4 bis 5 Häutungen an. Titschack (1926) erzielte bei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.) bis zu 40 Häutungen.

Was bisher über inkonstante Häutungszahlen bei Coleopteren bekannt ist, entnehme ich einer zusammenfassenden Darstellung von Lengerkens (1924). Die Erscheinung der zahlenmäßigen Inkonstanz der Häutungen wird besonders innerhalb der Familienreihen der *Diversicornia* und *Heteromera* augenfällig. Am bekanntesten sind die Häutungsschwankungen bei *Tenebrio molitor* L., bei dem Howard (1916) 12 Häutungen, Arendsen-Hein (1920) bis zu 14 Häutungen gezählt hat. Auch die *Dermestide Trogoderma granarium* Ev. macht nach Voelkel (1924) 4 bis 12 Häutungen durch. Für *Tenebriodes mauritanicus* L., einer zur Familienreihe der *Diversicornia* gehörigen *Ostomide* ist festgestellt, daß gewöhnlich 3 bis 5 Häutungen (Cotton 1923) vorkommen, deren Zahl sich aber bis auf 11 erhöhen kann (Mc. Colloch 1922). „Bei all diesen Tieren scheint mit dieser labilen Häutungszahl die erwiesene Langlebigkeit bei Nahrungsschwierigkeiten im engsten Zusammenhange zu stehen." (v. Lengerken 1927.)

Ich gehe nun zu meinen eigenen Versuchen über, die sich mit der Frage beschäftigen, inwieweit die Inkonstanz der Häutungen bei den Larven von *D. lardarius* von dem Geschlecht, der Temperatur, dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft und der Ernährung abhängt. Die Versuchsanordnung war so beschaffen, daß immer ein Gelege von 5 bis 8 Eiern zum Experiment verwandt wurde. Den Schlüpftag nahm ich als Ausgangspunkt des larvalen Lebens an, während als Abschluß die letzte Häutung vor

der Häutung zur Puppe galt. Die Zeit bis zum Puppenstadium ließ ich unberücksicht, jede Larve kam für sich in einen besonderen Aufzuchtsbehälter, in dem sie bis zur Imago — soweit sie nicht eingingen — herangezogen wurden. Jeder Häutungstag wurde notiert. Ferner wurde täglich die mittlere Zimmertemperatur aufgezeichnet. Während der Häutungsdauer eingegangene Larven wurden bei der späteren Berechnung ausgemerzt. Für die Larve jedes Eigeleges von 6 bis 8 Eiern wurde das Mittel der gesamten Häutungsperiode, nach Geschlechtern getrennt, errechnet.

1. Abhängigkeit der Häutungszahlen vom Geschlecht.

Wie ich bereits erwähnt habe, machen nach meinen Zuchtergebnissen beide Geschlechter eine verschieden lange Gesamtmetamorphose von der Junglarve bis zur Imago durch, und zwar schlüpfen die ♂ Käfer eher als die ♀♀. Diese Tatsache hängt im wesentlichen damit zusammen, daß die ♂-Larven bei einer mittleren Temperatur, die zwischen + 18° C bis + 21° C schwankte, und trockener Haltung sowie normaler Ernährung nur 4 Häutungen, die ♀-Larven dagegen unter gleichen Bedingungen 5 Häutungen durchliefen. Kurve 1 zeigt die Entwicklung von ♂-Larven, deren Häutungszahl konstant 4 ist. Dagegen häuten sich unter gleichen, äußeren Bedingungen die ♀-Larven, wie aus Kurve 2 ersichtlich wird, sämtlich 5mal.

Jedenfalls habe ich dieses Ergebnis bei 37 Individuen, von denen 24 Exemplare ♂♂ ergaben, erzielt, und glaube daher, da ich keine Ausnahme von der Regel habe feststellen können, die geschlechtsgebundene Differenz im Hinblick auf die Zahl der larvalen Häutungen als ziemlich gesichert hinstellen zu dürfen.

Wie später gezeigt werden soll, ist die Zahl der Häutungen auch unter abgeänderten, äußeren Bedingungen im ♀-Geschlecht stets höher als im ♂, so daß auch diese Befunde für die Tatsache sprechen, daß die *Dauer der larvalen Metamorphose bei D. lardarius geschlechtlich verschieden ist und mit der Zahl der Häutungen in der Regel in Korrelation steht.* Wenn man ♂- und ♀-Larven unter gleichen äußeren Bedingungen hält, so ergibt sich als eindeutiges Resultat, daß die ♀-Larven stets größer sind als die ♂. Die erhöhte Zahl der Häutungen bei den ♀-Larven sowie ihre längere Larvenperiode sind also in erster Linie erklärbar durch geschlechtlich bedingtes Größenwachstum, für welches wiederum endogene Faktoren verantwortlich sind. Da die ♀-Larven länger leben als die ♂♂, so machen sie auch eine längere Fraßperiode durch als die ♂♂, speichern also mehr Reserestoffe als die ♂♂.

In Verbindung mit der Verlängerung der Entwicklungsdauer stellte Voelkel (1924) bei den ♀-Larven der Dermestide *Trogoderma granarium* Ev. gleichfalls eine Häutungsvermehrung gegenüber den ♂♂ fest. Bei diesen kann die Zahl der Häutungen im ♀-Geschlecht bis um 3 höher sein als bei den ♂-Larven.

Voelkel sagt: „Im allgemeinen läßt sich die Regel aufstellen, daß die Larven, aus denen männliche Geschlechtstiere hervorgehen, eine bis drei Häutungen weniger durchmachen als diejenigen, die Weibchen ergeben....“

Im Zusammenhang mit der größeren Häutungszahl ist die gesamte Dauer der larvalen Häutungsperiode bei den ♀♀ stets länger als bei den ♂♂. Schließlich ist die endgültige Größe der erwachsenen Larven bei beiden Geschlechtern verschieden. Die ♂-Larven haben eine Länge von etwa 11 mm, die ♀♀ dagegen eine von durchschnittlich 12 bis 13 mm. Dies alles gilt aber nur, wenn die äußeren Faktoren konstant bleiben.

2. Abhängigkeit der Häutungszahl von der Temperatur.

Da die Temperatur für das gesamte biologische Geschehen der Insekten eine bekanntlich ausschlaggebende Rolle spielt, so ist von vornherein anzunehmen, daß die Zahl der Häutungen von ihr wesentlich beeinflußt werden dürfte.

Bei allen unter diesem Gesichtspunkt sowie auch im Hinblick auf den Feuchtigkeitsgrad der Luft und die Art der Ernährung angestellten Versuchen habe ich darauf hingewirkt, nur immer den jeweiligen Versuchsfaktor zu ändern, während ich die übrigen Faktoren möglichst konstant hielt. Bei meinen Temperaturversuchen war der Faktor Feuchtigkeit gleich der normalen Raumfeuchtigkeit, während die Ernährung der Tiere reichlich und einheitlich war.

Für die in Kurve 1 A aufgezeichneten mittleren Werte für 5 ♂-Larven eines Geleges betrug die Gesamthäutungsdauer 25 Tage bei einer mittleren, gesamten, durchschnittlichen Tagestemperatur von + 19,5° C. Wenn wir die Dauer der einzelnen Stadien untereinander vergleichen, *so ist das I. Stadium das längste*, wie wir es später auch bei konstanter Temperatur feststellen können. *In diesem nimmt die Junglarve um das Doppelte an Länge zu und erreicht die stärkste Größenzunahme innerhalb der einzelnen Stadien. Oft zeigt auch das letzte Stadium besonders bei den ♀-Larven eine längere Dauer als die mittleren Stadien* auch bei annähernd konstanter Temperatur, *dauert aber nie so lange wie das I. Stadium.*

Die mittleren Werte für die Entwicklungskurve von 5 ♂-Larven in Kurve 1 C sind normal. Das I. Stadium dauerte bei + 19,3° C = 7, das II. bei + 20,4° C = 5, das III. bei + 20,3° C = 6 und das IV. bei + 20,4° C = 6 Tage. Die 6 ♂-Larven eines Geleges, deren mittlere Werte die Entwicklungskurve 1 B wiedergibt, weisen eine unregelmäßige Entwicklung auf. So währte ihr II. Stadium bei + 19,6° C 9 Tage, gegen sonst 7 Tage. Diese Verzögerung in der Entwicklungsdauer wurde aber im III. Stadium wieder aufgeholt. Das Gleiche beobachtete ich mehrmals, so daß ich sagen kann: *Findet in einem Stadium durch irgendeine besondere Ursache eine Häutungsverzögerung statt, so wird in der Regel diese in den folgenden Stadien durch verkürzte Häutungsintervalle wieder aus-*

geglichen. Es kann jedoch auch vorkommen, daß ein starker Temperaturanstieg oder -Abstieg sich häufig erst im folgenden Stadium auswirkt. Kurve 2 A zeigt die Entwicklungskurve von 4 ♀-Larven, die bei + 20° C aus dem Chorion krochen. Es fielen dann während des letzten Teiles des I. Stadium die mittleren Tagestemperaturen bis auf + 18° C. Die Häutung erfolgte am 7. Tage. Der Einfluß der während des I. Stadium niedrigen Temperatur spiegelt sich deutlich in der Dauer des II. Stadium wieder, das trotz + 20,5° C 8 Tage in Anspruch nahm. Welche starke Einwirkung hohe Durchschnittstemperaturen besitzen, beweisen die 3 ♀-Larven in Kure 2 B. Die Entwicklung dieser ♀ Fünfhäuter war sogar um 2 bis 3 Tage kürzer als die der ♂ Vierhäuter in Kurve 1.

Während es sich bei den bisherigen Experimenten um relativ niedrige und schwankende Temperaturen handelte, gilt es jetzt die Häutungszahl und -Dauer bei konstanter, optimaler Temperatur zu untersuchen.

Es wurden 7 aus einem Gelege stammende Larven einer konstanten Temperatur von + 28° C bei trockener Haltung und normaler Ernährung ausgesetzt.

Nach den gewonnenen Erfahrungen über den Einfluß des Geschlechts auf die Häutungszahl war auch bei der vorliegenden Versuchsanordnung bei den ♀♀ ein Stadium mehr zu erwarten als bei den ♂♂. Wie man aus Kurve 5 ersieht, entspricht das Resultat in der Tat den Voraussetzungen. Bei den 4 ♂-Larven stieg die Häutungszahl auf 5 an, bei der einen ♀-Larve auf 6. Dieselbe Erscheinung beobachtete ich bei *D. vulpinus*-Larven. Von 8 Mitte Juli zur Zucht bestimmten Gelegen von zusammen 47 Stück konnte ich nur 4 Stück bis zur Imago aufziehen. Die darunter befindlichen 3 ♂ Imagines hatten als Larven bei einer mittleren, gesamten Durchschnittstemperatur von + 23° C sich 6mal gehäutet, dagegen häutete sich die darunter befindliche eine ♀ Imago als Larve 7 mal.

Auch in der Literatur fand ich einige Angaben über die Häutungszahl der *Dermestes*-Arten. So zog Zacher ein Imago von *D. lardarius* auf, die von Ende Juli bis Ende September 7 Häutungen bei einer zwischen + 18° C bis + 21° C schwankenden Zimmertemperatur durchlief. Nach den stark verschiedenen Häutungsintervallen zu urteilen, scheinen die Aufzuchtbedingungen keine günstigen gewesen zu sein. Andres (1927) zählte bei *Dermestes frischii* Kugel., den er im Thermostaten bei + 28° C bis + 30° C aufzog, 5 Häutungen, wie ich sie auch bei *D. lardarius* erzielte. Für *D. vulpinus* fand ich nur 6 Häutungen für Amerika und Japan angegeben.

Was die Häutungsdauer bei konstanter erhöhter Temperatur anbelangt, so geht aus Kurve 5 hervor, wie stark hierdurch die Entwicklungsdauer verkürzt wird.

Versuche mit stark unteroptimalen Temperaturen konnten nicht gemacht werden.

Über den Einfluß der Temperatur auf die Zahl und Dauer der Häutungen läßt sich demnach sagen: *Abgesehen von dem Häutungsunterschied zwischen beiden Geschlechtern findet bei erhöhten Temperaturen eine Häutungsvermehrung statt. Bei ♂ D. lardarius-Larven traten bei erhöhten Temperaturen (+ 28° C) 5 Häutungen anstatt 4, bei den ♀♀ 6 Häutungen anstatt 5 ein. Außerdem erhöht sich bis + 28° C auch stark die Entwicklungsgeschwindigkeit.*

3. Versuche über die Abhängigkeit der Häutungszahlen von der Feuchtigkeit der Umgebung.

Als den zweiten, äuseren Faktor, der die Entwicklungsdauer der Larve beeinflußt, nannte ich schon die Luftfeuchtigkeit. Zu der genauen Registrierung der Luftfeuchtigkeitsschwankungen in den Versuchsbehältern hätte es bestimmter Apparate bedurft, die mir nicht zur Verfügung standen. So behalf ich mich damit, daß ich bei meinen Feuchtigkeitsexperimenten ein Stück Fließpapier, das einmal täglich mit Wasser bestäubt wurde, in die Zuchtbehälter legte. Diese Haltungsweise bezeichne ich im Gegensatz zur trockenen, deren Ergebnisse in Kurve 1 und 2 wiedergegeben sind, als feucht. Dabei ließ sich nicht vermeiden, daß sich in den geschlossenen Versuchsgläsern Verdunstungskälte bildete, die ich aber auf Grund von Messungen als unwesentlich unberücksichtigt ließ. Bei meinen Experimenten schwankten die Temperaturen während der gesamten Häutungsperiode zwischen + 18,5° C und + 21° C, die Fütterung dagegen blieb die gleiche, wie bei den vorhin behandelten Temperaturversuchen. Die in Kurve 3 und 4 wiedergegebenen Entwicklungskurven lassen erkennen, *daß bei feuchter Haltung die Dauer der larvalen Entwicklungszeit zunimmt.* Für die 18 ♂-Larven in Kurve 3 betrug die Gesamthäutungsdauer 26 bis 30 Tage, für das gleiche Geschlecht bei trockener Haltung — Kurve 1 — nur 24 Tage. Die 8 ♀-Larven brauchten bei feuchter Haltung (Kurve 4) 30 und 35 Tage, bei trockener Haltung nur 30 Tage (Kurve 2). *In keinem Falle erreichte ich durch feuchte Haltung eine Häutungsvermehrung oder -Verminderung. Demnach beeinflußt erhöhte Luftfeuchtigkeit nur die Dauer der Larvenperiode, kommt aber als Faktor für vermehrte oder herabgesetzte Häutungszahlen nicht in Frage.*

4. Versuche über Einfluß der Ernährung auf die Häutungszahlen.

Bei den bisher beschriebenen Versuchen war der Faktor Ernährung immer normal, wie steht es aber bei Nahrungsmangel?

Da in der Literatur auf Sharp (1902) zurückgehende Angaben über sogenannte „Reduktionshäutungen“ infolge Nahrungsmangel vorhanden sind, versuchte ich festzustellen, ob Hunger die Zahl der Häutungen irgendwie verändert. Ich erreichte in keinem Falle trotz zahlloser Versuche eine Reduktionshäutung d. h. eine Häutung, bei der das Körper-

gewicht nicht mehr zunahm. Bei allen Experimenten blieb die Häutungszahl bei *D. lardarius* normal 4 im ♂ und 5 im ♀ Geschlecht. Die zu erwartende starke Verlängerung der Entwicklungsdauer bei Nahrungsmangel trat deutlich in Erscheinung. *Mit der Verlangsamung der Entwicklungsdauer läuft Zwergwuchs parallel.* 50 Larven verschiedener Stadien, die ich bei + 15° C bis + 18° C hungern ließ, hatten im erwachsenen Zustand durchschnittlich eine Länge von 7 bis 8 mm, anstatt wie bei guter Ernährung normalerweise 11 bis 13 mm.

Nahrungsmangel beeinflußt nur die Dauer der Häutungsperiode im Sinne von deren Verlängerung und bewirkt Zwergwuchs. Die Zahl der Häutungen hängt jedoch von der Art der Ernährung nicht ab. So betrug die Häutungszahl bei Nahrungsmangel im ♂ Geschlecht 4, bei ♀ 5.

Wie ich nachträglich feststellte, stimmen meine experimentellen Ergebnisse mit den Angaben Sacharows (1921) überein, der gleichfalls keine Beeinflussung der Häutungszahl infolge Nahrungsmangel beobachten konnte.

Dagegen gibt Sacharow die Zahl 10 als konstante Häutungszahl für die Larven von *D. lardarius* L an.

Sacharow führt leider keine Temperatur an und hat auch die Geschlechtsabhängigkeit der Häutungszahlen nicht berücksichtigt.

Im folgenden sollen die Ergebnisse der Experimente im Hinblick auf den Einfluß äußerer Faktoren auf die Zahl und Dauer der Häutungen kurz zusammengefaßt werden.

1. Unter normalen Verhältnissen häuten sich die ♂-Larven von *Dermestes lardarius* L. 4 mal, die ♀ dagegen 5 mal.

2. Die gesamte larvale Entwicklungsdauer ist bei den ♀-Larven länger als bei den ♂♂.

3. Die normalen ♂-Larven sind erwachsen 11 mm, die ♀♀ 12 bis 13 mm lang.

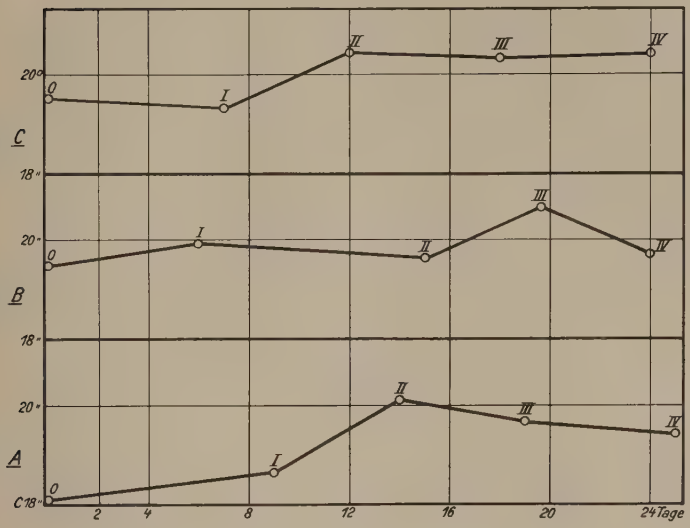
4. Bei heraufgesetzter Temperatur und sonst normalen Außenbedingungen tritt Häutungsvermehrung ein, so häuten sich die ♂-Larven bei einer konstanten Temperatur von + 28° C 5 mal, die ♀♀ 6 mal.

5. Die höchste beobachtete Häutungszahl ist 7 bei einer ♀-Larve von *Dermestes vulpinus* F.

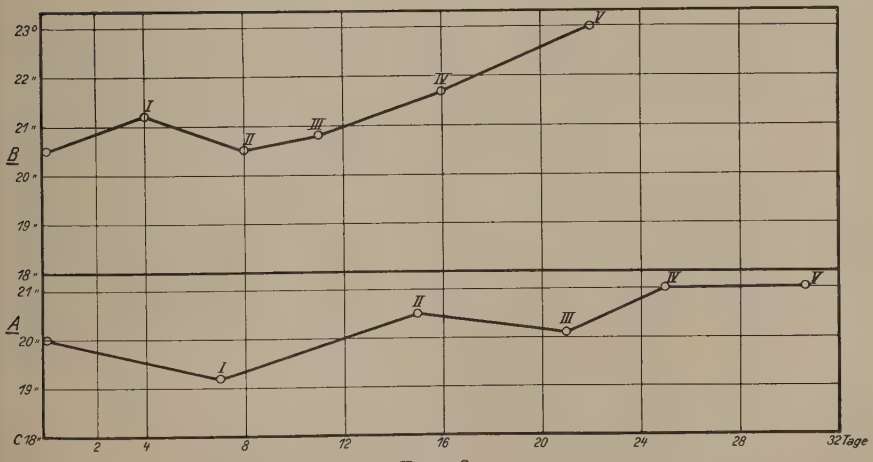
6. Erhöhte Feuchtigkeit bewirkt keine Vermehrung der Häutungen, sondern verlängert nur die gesamte Larvenperiode.

7. Nahrungsmangel beeinflußt die Häutungszahlen nicht, sondern bewirkt nur Zwergwuchs. Erwachsene Hungerlarven erreichen eine durchschnittliche Länge von nur 7 bis 8 mm, sind also im Mittel um 4 bezw. 5 bis 6 mm kleiner als die unter normalen Bedingungen aufgewachsenen Larven.

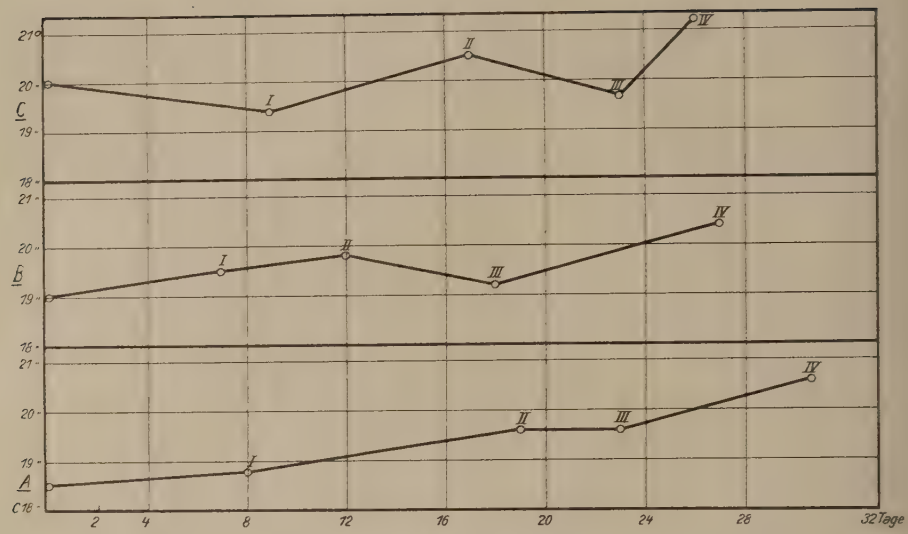
8. Die vitale, optimale Temperatur dürfte zwischen + 18° C bis + 20° C liegen, während für das reizphysiologische Optimum ein Wert von etwa + 28° C ermittelt wurde.



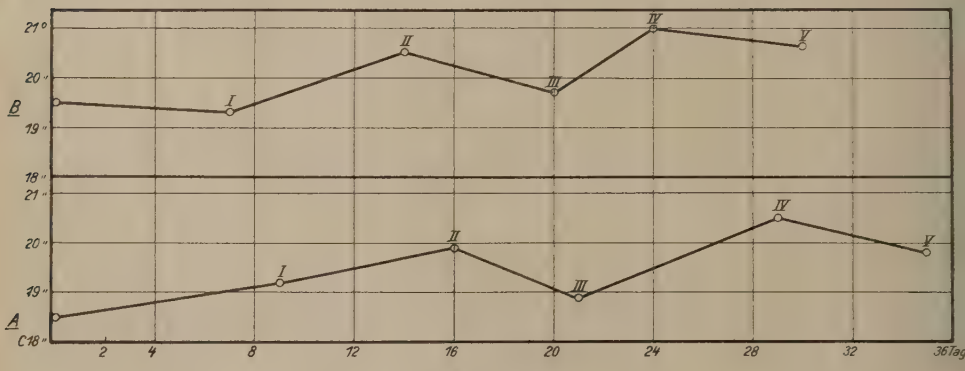
Kurve 1.



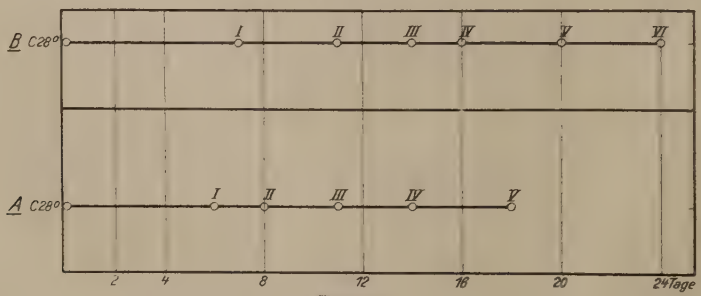
Kurve 2.



Kurve 3.



Kurve 4.



Kurve 5.

Erläuterungen zu den Kurven 1—5.

Kurve 1.

Graphische Darstellung der Zahl und Dauer der Larvenhäutungen von *Dermestes lardarius* L. bei Temperaturen, die zwischen + 18° C und + 21° C lagen, trockener Haltung und normaler Ernährung.

Auf der Abszisse ist die Zeit in Tagen, auf der Ordinate die Temperatur in °C abgetragen. Als Nullpunkt des Koordinatensystems gilt der Schlüpftag der Junglarve. Die römischen Zahlen geben die Häutungszahlen an.

A. Mittlere Werte für 5 ♂-Larven eines Geleges bei einer mittleren Durchschnittstemperatur für die gesamte Häutungsperiode von + 19,5° C und Gesamttagesdauer von 25 Tagen. (Siehe Tabelle 5.)

B. Mittlere Werte für 6 ♂-Larven eines Geleges bei einer gesamten Durchschnittstemperatur von + 19,9° C und Gesamttagesdauer von 24 Tagen.

C. Mittlere Werte für 5 ♂-Larven eines Geleges bei einer gesamten Durchschnittstemperatur von + 20° C und Gesamttagesdauer von 24 Tagen.

Kurve 2.

Graphische Darstellung der Zahl und Dauer der Larvenhäutungen von *Dermestes lardarius* L. bei Temperaturen, die zwischen + 19° C und + 23° C lagen, trockener Haltung und normaler Ernährung.

Auf der Abszisse ist die Zeit in Tagen, auf der Ordinate die Temperatur in °C abgetragen. Als Nullpunkt des Koordinatensystems gilt der Schlüpftag der Junglarve. Die römischen Zahlen geben die Häutungszahlen an.

Mittlere Werte für 4 ♀-Larven bei A, 5 ♀-Larven bei B bei einer gesamten mittleren Durchschnittstemperatur von + 20,3° C bei A, von + 21,4° C bei B und einer Gesamttagesdauer von 30 Tagen bei A, von 22 Tagen bei B.

Kurve 3 und 4.

Graphische Darstellung der Zahl und Dauer der Larvenhäutungen von *Dermestes lardarius* L. bei zwischen + 18° C bis + 21° C schwankender Temperatur, feuchter Haltung und normaler Ernährung.

Auf der Abszisse ist die Zeit in Tagen, auf der Ordinate die Temperatur in °C abgetragen. Als Nullpunkt des Koordinatensystems gilt der Schlüpftag der Junglarve. Die römischen Zahlen geben die Häutungszahlen an.

Mittlere Werte für 6 ♂-Larven der Kurve 3 A, 5 ♂-Larven der Kurve 3 B, 7 ♂-Larven der Kurve 3 C, 3 ♀-Larven der Kurve 4 A, 5 ♀-Larven der Kurve 4 B, bei einer gesamten, mittleren Durchschnittstemperatur von + 19,7° C bei Kurve 3 A, von + 19,7° C bei Kurve 3 B, von + 20,5° C bei Kurve 3 C, von + 19,7° C bei Kurve 4 A, von + 20° C bei Kurve 4 B und einer Gesamttagesdauer von 30 Tagen bei Kurve 3 A, von 27 Tagen bei Kurve 3 B, von 26 Tagen bei Kurve 3 C, von 35 Tagen bei Kurve 4 A, von 30 Tagen bei Kurve 4 B.

Kurve 5.

Graphische Darstellung der Zahl und Dauer der Larvenhäutungen von *Dermestes lardarius* L. bei konstanter Temperatur von + 28° C, trockener Haltung und normaler Ernährung.

Auf der Abszisse ist die Zeit in Tagen, auf der Ordinate die Temperatur in °C abgetragen. Als Nullpunkt des Koordinatensystems gilt der Schlüpftag der Junglarve. Die römischen Zahlen geben die Häutungszahlen an.

Mittlere Werte für 6 ♂-Larven bei A, 1 ♀-Larve bei B ein und desselben Geleges bei einer konstanten Temperatur von + 28° C und einer Gesamttagesdauer von 18 Tagen bei A, von 24 Tagen bei B. (Siehe Tabelle 7.)

C. Literaturverzeichnis.

1. Andres, A., Etwas über den Speckkäfer und ähnliche Schädlinge. Mitt. d. Ges. f. Vorratssch. 2. Jahrg. Nr. 1 S. 6. Berlin 1927.
2. — — Zur Biologie von *Dermestes frischii*. Anz. f. Schädlingsk. Heft 9. 1925.
3. Arendsen-Hein, S. A., Technical experiences in the breeding of Tenebrio molitor. Proceed. of Sect. of Sciences. Vol. XXIII. S. 193. Amsterdam 1920.
4. Atkin, E., and Bacot, A., The relation between the hatching of the eggs and the development of the larvae of *Stegomyia fasciata*. Parasitol. Vol. 9. S. 482. Cambridge 1917.
5. Berlese, A., Gli Insetti. Vol. I. Milano 1909.
6. Bleich, I., Über die Thanatose bei den Coleopteren. 1928.
7. Blunck, H., Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXXI. 1923.
8. Bodenheimer, F. C., Effect of temperature on development. Centralbl. Bakt. Abt. 1. 93. S. 474. Jena 1924.
9. Bodenheimer, F. C., Über die Voraussage der Generationenzahl von Insekten. Zeitschr. f. angew. Entom. Bd. XII. H. 1. 1926.
10. Bourgeois, I., Communications. Ann. Soc. Ent. Fr. LX 1891 Bull. S. LXI.
11. Brehms Tierleben, 4. Aufl. Bd. II. S. 421. 1915. Bearbeitet von R. Heymons.
12. Britton, W. E., Insects injuring stored food products in Connecticut. Agric. Exper. Stat. Bull. 195. New Hawen 1917.
13. Burkhardt, F., Speckkäferlarven *(D. lardarius)* als Schädiger im Geflügelstall. Kl. Mitt. Zeitschr. f. angew. Entom. V. Bd. S. 130.
14. Calwers, C. G., Käferbuch. S. 248. Stuttgart 1893.
15. Cholodkovsky, N. A., Kurs Entomologii. Isdanie ftorve. S. 319. St. Petersburg 1896.
16. Day, F. H., *Dermestes lardarius* L., feeding on wood. Ent. Mthly. Mag. Nr. 700. S. 209. London 1922. Ref.: R. A. E. (A) X. S. 579.
17. De Geer, Mém. Hist. Ins. IV. S. 192. 1774.
18. Dewitz, I., Über Wachstumshemmungen bei Insektenlarven. Naturw. Zeitschr. Landw. 11. S. 431. Stuttgart 1913.
19. Dyar, H. G., The number of molts of insects. Vol. V. S. 28. Psyche 1888.
20. Eidmann, H., Untersuchungen über Wachstum und Häutung der Insekten. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. Bd. II. S. 567. 1924.
21. Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. Bd. II. S. 126. 1923.
22. Everts, Coleoptera Neerlandica.
23. Frisch, I. L., Beschreibung der Insekten Deutschlands. Bd. V. S. 25. 1736.
24. Gangelbauer, L., Die Käfer von Mitteleuropa. Bd. IV. S. 3. Wien 1904.
25. Gernet, I., Horae Societatis Ent. Ross. S. 6. 1866.
26. Girard, E., Ravages du *Dermestes lardarius* L. Ann. Soc. Ent. Fr. Bd. V. S. 205. 1872.
27. Glenn, P. A., A problem in the relation of temperature to rate of insect development The Kansas Univ. Sci. Bull. Bd. XIV. Nr. 10. 1922.
28. Hase, A., Über Temperaturversuche mit den Eiern der Mehlmotte *(Ephestia Kuehniella* Zell.). Arb. Biolog. Reichsanst. f. Land- u. Forstw. Bd. XV. Heft 2. S. 109.
29. Heller, K. M., Ergänzende Bemerkungen zur Beschreibung von Dermesteslarven. Entom. Nachr. 8. Berlin 1890.
30. Heller, K. M., Die postembryonalen Entwicklungszustände der *Dermestes peruvianus*. Verh. zool.-bot. Ges. 8. Wien 1888.
31. Heymons, R., Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose. Erg. u. Fort. Zoolog. Bd. I. S. 137.
32. Heymons, R., und v. Lengerken, H., Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini. Zeitschr. f. wiss. Biolog., Abt. A. Bd. VI. S. 287. 1926.

33. Illingworth, I. F., The Leather Beetle, a troublesome pest of dried fish in Hawaii Proc. Hawaian Entom. Soc. III. Nr. 5. S. 375. Honolulu 1918.
34. Janisch, E., Der blaue Schinkenkäfer (*Necrobia rufipes* de Geer). Mitt. Ges. Vorratssch. S. 21. 1926.
35. — — Das Exponentialgesetz und seine Bedeutung für die Pflanzenschutzforschung. Verh. Deutsch. Ges. f angew. Entom. S. 55. 1926.
36. Jones, Fr., *Dermestes vulpinus* in Goat-Skins. Ins. Life. Bd. II. Nr. 1. S. 63. Washington 1889.
37. Kamphausen, A., Der Kokonsfeind *Dermestes lardarius* L. Verbl. westph.-rhein. Verein Bienenz. u. Seidenb. Nr. 7. S. 39. 1856.
38. Karsch, F., Bestimmungstabellen von Dermestidenlarven. Entom. Nachr. XIII. S. 279. Berlin 1887.
39. Kimura, K., und Takakura, Y., Hidara Chugai Yoboni Kwansuru Kenkyu. Suisankoshujo Shiken Hokoku. XV. 1. S. 1. Tokyo 1919. Refer.: R. A. E. (A). VIII. S. 255.
40. Kirchhoffer, O., Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* F. 1. Teil. Arch. Naturgesch. 76. Bd. I. Heft 2. 1910.
41. Kleine, H., Der Einfluß thermischer Faktoren auf die Entwicklung der Praeimaginal- und Imaginalstadien von *Cassida nebulosa* L. Entom. Blätter. 16. S. 178. Berlin 1920.
42. Korschelt, E., Bearbeitung einheimischer Tiere. I. Monogr. Der Gelbrand. Bd. II. Leipzig 1923.
43. Leconte I. L., Synopsis Dermestidae U.-St. Proc. Acad. Bd. VIII. S. 1. Philadelphia 1854.
44. Le Maire, P., Les ennemis de la Cire. Vie Agric. et Rur. XVIII. Nr. 13. S. 202. Paris 1921. Refer.: Rev. App. Entom. (A). IX. S. 270.
45. v. Lengerken, H., Beeinflussung des Lebenszyklus von *Tenebrio molitor* L. durch äußere Faktoren. Verh. Deutsch. zool. Ges. S. 132. 1925.
46. — — Prothetelie bei Coleopterenlarve. Zool. Anz. Bd. LVIII. S. 179. 1924. Ibid. Bd. LIX. S. 323. 1924
47. — — Coleoptera I—IV in P. Schulze „Biologie der Tiere Deutschlands". T. 40. S. 32, 34, 45, 71, 85, 102. 1927.
48. Letzner, K., Über *Anthrenus museorum*. Arb. Schles. Ges. 4. Breslau 1854.
49. — — Jahresber. schles. Gesellsch. LVII. S. 356. 1879.
50. Lucas, H., Note metamorphose *Anthrenus museorum*. Bull. Fr. 8. Paris 1867.
51. Lyonet, Recherch. II. S. 2. 1832. In: Mém. Mus. Hist. Nat. XX. S. 2. Paris 1832.
52. Mégnin, P., La faune des cadavres, Encyclopédie Scientifique des Aide-Mémoire. S. 38—43. Paris 1894.
53. Meyer, H., Biologische Verhälinisse einheimischer Hymenopteren zur Winterszeit. Verhdlg. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. u. Westfal. 62. Jahrg. S. 341. 1912.
54. Möbuß, A., Über den Darmkanal der Anthrenuslarve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. Naturgesch. 63. Jahrg. Bd. I. S. 89. 1897.
55. Mulsant et Rey, Hist. Nat. Col. Fr. Scuticoll. In: Ann. Soc. Linn. S. 63—64. Lyon XV 1867.
56. Netolitzky, F., Ein Dermestes aus altägyptischen Gräbern D. E. Nat. Bibl. 8. Dahlem 1911.
57. Oertel, R, Biologische Studien über *Carabus granulatus* L. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. 48. S. 299. 1924.
58. Pairs, L. M., The relation of temperature to insect development. I. Econ. Ent. Concord. Bd. VII. S. 174. 1914.
59. Pierce, W. D., A new interpretation of the relationsships of temperature and humidity to insect development. I. Agric. Res. Bd. V. Nr. 25. S. 1183. Washington.
60. Pfeffer, A., *Dermestes lardarius* L. als Schädling der Holzbauten. Anz. f. Schädlingsk. III. H. 6. S. 67. 1927.

61. Porter Felt, E., Household and Camp Insects. State Mus. Bull. 194. Albany 1917.
62. Principal insects affecting tobacco. U. S. Dept. Agr. Farm. Bull. 120. S. 32.
63. Reh, L., Eigenartige Schädigungen durch Speckkäfer *(Dermestes vulpinus* F.) Mitt. Ges. Vorratssch. III. Nr. 3. 1927.
64. Reitter, E., Fauna germanica. Bd. III. Stuttgart 1911.
65. Rey, Cl., De la déscription de la larve et de la nymphe du *Dermestes vulpinus* F. Ann. Soc. Ent. Fr. Bull. CCXXVI. 1889.
66. Riley, C. V., Ann. Rep. S. 258—264. 1885.
67. Rosenhauer, S., Beschreibung der Larve von *Dermestes vulpinus* F. Stett. Ent. Zeit. 1882.
68. Rüschkamp, P. F., Zur Biologie der Dermestidae. Ent. Berichten Heldern 1921. Deel V. 120.
69. Sacharow, N., und Shembel, S., Report on the work of the Entomological Station 1914 published by the Entomol. Stat. of Astrach. Society of Gardeming. Astrachan 1915. Refer.: R. A. E. (A). III. S. 398.
70. — — Die Schädlinge der Fischprodukte im Astrachanschen Gouvernement (Russisch) 1921. Arb. Wolga. Biol. Stat. T. VI. Nr. 1. 1921.
71. Saunders, W., The Bacon Beetle. The Can. Ent. V. S. 171. 1872.
72. Taschenberg, O., Beitrag zur Lebensweise von *Necrobia ruficollis* F. und ihrer Larve. Zeitschr. f. wiss. Ins.-Biol. Bd. II. Heft 1. S. 13. 1906.
73. Teichmann, E., Zur Biologie des Kabinettkäfers *(Anthrenus museorum)*. Zeitschr. f. angew. Entom. Bd. IV. 1918.
74. Titschak, E., Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. II. Teil: *Tineola biselliella* Hum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 128. Heft 3. 1926.
75. Verhoeff, K. W., Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte sowie Regeneration der *Silpha obscura* und *Phosphuga atrata*. Suppl. Ent. Nr. 8. S. 55. 1919.
76. Vogler, C. H., Über die Haare der Anthrenuslarven. Wochenschr. f. Ent. III. Bd. 1. 1896.
77. Voelkel, H., Über die Biologie und Bekämpfung von *Trogoderma granarium* Ev. Verh. Deutsch. Ges. f. angew. Ent. 4. Sitz. S. 50. 1924.
78. — — Zur Biologie und Bekämpfung des Khapraküfers *(Trogoderma granarium* Ev.). Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtsch. Bd. 13. S. 129. 1924.
79. Wazl, O., Über die Wärmesummenregel und ihre Anwendung auf landwirtschaftliche Schädlinge. Fortschr. Landw. Heft 11. S. 350. 1927.
80. Wodsedalek, I. E., The reactions of certain Dermestidae to light in different periods of their life-history. Journ. Anim. Behav. III. Boston Mass. Cambridge 1913.
81. Zacher, Fr., Der Khapraküfer, ein neuer Schädling an Getreide, Malz und Hülsenfrüchten. Markber. Hansablum. Nr. 214. S. 8. Hamburg 1926.
82. — — Schädlinge aus der Familie der Speckkäfer „Aus der Heimat". Z. Dtsch. Lehrerver. f. Naturk. 37. Heft VII/VIII. 1924.
83. — — Die Vorrats-, Speicher- und Materialschädlinge und ihre Bekämpfung. S. 73 bis 78. Berlin 1927.

Cartodere filiformis Gyll. und C. filum Aubé (Ord. Coleoptera Fam. Lathridiidae) als Schädlinge in Hefepräparaten.

Von

Professor Dr. **Max Dingler,** Gießen.

(Mit 1 Tafel und 24 Abbildungen im Text nach Zeichnungen des Verfassers.)

Einleitung.

Vorbemerkung.

Die Untersuchungen, deren Ergebnis ich hier vorlege, liegen in ihren Anfängen bereits einige Jahre zurück. Sie wurden mit den beschränkten Mitteln eines kleinen Privatlaboratoriums ausgeführt, so daß schon aus diesem Grunde manche Fragen, welche die Biologie des Objektes betreffen, unbeantwortet bleiben mußten. Ferner mußte ich die Niederschrift dieser Arbeit wegen anderer, dringlicher Arbeiten zurückstellen. Doch wurde das Käfermaterial bis heute am Leben erhalten bezw. weitergezüchtet, so daß in der Zwischenzeit gelegentliche ergänzende Beobachtungen gemacht werden konnten. Auch hoffe ich mit Hilfe dieses Materials in späteren Untersuchungen die noch vorhandenen Lücken ausfüllen zu können.

Material.

Im Oktober 1923 sandte eine chemische Fabrik in Südbayern (im folgenden „Firma B" genannt) eine Probe getrockneter Bierhefe, die von Käfern stark befallen war, an die Schriftleitung der „Umschau" mit folgendem Begleitschreiben:

„Vor Jahresfrist lieferten wir an einen Geschäftsfreund in Mailand einige Hundert Blechdosen getrocknete Bierhefe (wie anlieg. Muster), das uns der ital. Geschäftsfreund soeben zurücksendet. Wir bemerken, daß die Ware vor dem Versand und Abfüllen in die Blechdosen haarscharf getrocknet war; auch waren die verwendeten Blechdosen gut gereinigt. Die mit Hefe gefüllten Blechdosen wurden jeweils zu Hundert in eine Pappschachtel verpackt und gut verschnürt. Die ganze Sendung wurde dann einem Spediteur zum Weiterversand nach Mailand übergeben; dieser

sandte die Ware als Sammelladung, also mit Waren der verschiedensten Art zusammen, nach Mailand. Die Transportdauer war eine ungewöhnlich lange; auf der Grenzstation in Chiasso blieb die Sendung gleich einige Wochen liegen. Die Vermutung liegt nun nahe, daß die Sendung auf dem Transport und beim langen Lagern auf der italienischen Grenzstation von Schädlingen (Insekten) in Besitz genommen wurde. Diese Insekten haben in den einzelnen Dosen sich eingenistet und ganze Kolonien gebildet. Die Ware wurde dadurch verunreinigt und für den Konsum unbrauchbar."

Die „Umschau" gab das Material an das Forschungsinstitut für angewandte Zoologie in München weiter, wo ich seine Bearbeitung übernahm.

Ein Jahr später, im Oktober 1924, erhielt ich von der Zentraldesinfektionsanstalt G. m. b. H. in München ein ähnliches Hefepräparat, anscheinend mit den gleichen Käfern verseucht. Doch stammte dieses Material von einer chemischen Fabrik in Nordbayern (im folgenden mit „Firma Z" bezeichnet), in welcher die Zentraldesinfektionsanstalt bereits eine Bekämpfung des Schädlings mittels Zyklon B vorgenommen hatte. Zwei Dosen des gleichen Präparates, die in München (Sommer 1924) von privater Seite im Kleinhandel gekauft wurden, wiesen ebenfalls starken Befall durch die gleichen Käfer auf.

Eine weitere Nährmittelfabrik („Firma C", diese in München), an die ich mich wandte, teilte mir mit, daß in ihren Hefeprodukten ein derartiges Insekt nicht aufgetreten sei.

Doch geht aus den Zuschriften aus der Industrie immer wieder hervor, daß es sich um einen äußerst hartnäckigen Schädling handelt, um eine „Plage, die in einer langen Reihe von Reklamationen uns viel zu schaffen machte" und trotz aller Vorsichtsmaßnahmen der Fabriken immer noch zu gelegentlicher Zurückweisung verseuchter Ware durch die Abnehmer führt. So erhielt ich von der Firma B auch kürzlich wieder, im Dezember 1927, eine zurückgewiesene Dose ihres Fabrikates mit lebenden Käfern.

* * *

Die Präparate, um welche es sich hier handelt, bestehen aus getrockneter Bierhefe und dienen therapeutischen Zwecken. Daß Bierhefe, alte oder frische, im Volk seit langen Zeiten als Hausmittel Verwendung findet, ist bekannt. Sie wird bei Rheuma, Gicht, Geschwüren, Ausschlägen, Flechten usw. teils innerlich teils äußerlich (Waschungen und Bäder) angewandt. Besonders in Nordfrankreich war sie schon vor 100 Jahren in so ausgedehntem Maße als Mittel gegen Furunkeln in Gebrauch und zeigte so gute Erfolge, daß sie heute in verschiedenen Formen in die Therapie eingeführt ist. Die neuen Präparate, die ein gelblich-weißes Pulver von ganz schwachem Hefegeruch darstellen und innerlich eingenommen werden, dienen also dem Zweck, Hautkrankheiten, die mit Intoxikationen im Magendarmkanal zusammenhängen, durch Entgiftung zu

heilen; ein Vorgang, den man im Volksmund als „Blutreinigung“ bezeichnet. Dabei scheint nach den mir vorliegenden Angaben nicht die Gärfähigkeit (die durch den Trocknungsprozeß bei Temperaturen bis 120° ohnehin stark herabgesetzt oder ganz verloren gegangen ist) das wirksame Prinzip zu sein, sondern der hohe Eiweiß- (54%) und Vitamingehalt, verbunden mit einer fast vollkommenen Verdaulichkeit.

Zum Verkauf gelangen diese Präparate, die die verschiedensten Handelsnamen führen, teils in Pappdosen, teils in Weißblechdosen von etwa 7 cm Länge und etwa 5 cm Durchmesser. Die Dosen sind an ihrer Außenseite mit Papier überklebt, das also erst längs des Deckelrandes durchschnitten werden muß, ehe ein Öffnen der Dose möglich ist.

* * *

Die in den Fabrikaten aufgetretenen Käfer wurden als zwei gut von einander unterschiedene Arten der gleichen Gattung bestimmt:

Cartodere filum Aubé (die überwiegende Mehrzahl der Tiere) und

Cartodere filiformis Gyll. (in geringeren Mengen).

Die Erforschung ihrer Lebensweise, aus deren Kenntnis allenfalls ein wirksames Bekämpfungsverfahren zu ermitteln wäre, schien allein schon im wirtschaftlichen Interesse wünschenswert. Der folgenden Darstellung ist, wo nicht ausdrücklich anderes bemerkt wird, die häufigere Art *C. filum* zugrunde gelegt.

An dieser Stelle möchte ich den Firmen, die meine Arbeit mit Material und brieflichen Angaben unterstützten, bestens danken.

Methode.

Für die Beobachtung der Käfer, die sich in den Originaldosen der Fabriken jahrelang lebend erhielten und fortpflanzten, eigneten sich flache Glasschalen oder einfache, runde Senfgläser mit flachem Deckel, 6 cm hoch und 6 cm breit, von der in Abb. 1 dargestellten Form. Bei der Kleinheit und vor allem der dorsoventralen Abplattung der Käfer war auf guten Deckelschluß zu achten, denn in der Fähigkeit, durch schmalste Öffnungen zu entkommen, übertreffen sie leicht die Vermutungen des Beobachters. Doch läßt sie ihr thigmotaktisches Bedürfnis hinwiederum in den meisten Fällen zwischen Glasrand und Deckelrand Halt machen (Abb. 1a), von wo sie mittels eines feinen Pinsels in das Glas zurückgebracht werden können.

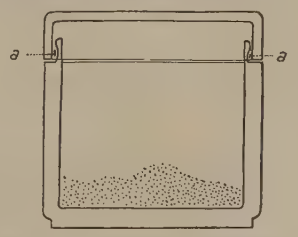


Abb. 1. Zur Beobachtung von *Cartodere* verwendete Gläser.
a der bevorzugte Aufenthaltsort der Käfer.

Dauerpräparate von den Käfern und ihren Entwicklungsstadien wurden — teils mit, teils ohne Vorbehandlung in verdünnter Kalilauge — über

die üblichen Alkoholstufen und Xylol in Kanadabalsam eingebettet. Auch durch Einbetten frischen Materials in „Ewonal“ wurden für manche Zwecke geeignete Präparate erzielt. Zupfpräparate in Glyzerin (mit Hilfe feinster Insektennadeln hergestellt), die infolge der Kleinheit der Objekte eine gewisse Sorgfalt und Übung erfordern, brachten manche Aufschlüsse über die anatomischen Verhältnisse.

Für die mikroskopische Untersuchung diente ein Leitzmikroskop und eine Leitzsche Binokularlupe. Größenmessungen (auf $^1/_{100}$ mm genau) wurden durch Auflegen bezw. Aufpressen der Objekte auf einen Leitzschen Objektmikrometer durchgeführt. Soweit für die Herstellung von Abbildungen der Zeichenapparat verwendet wurde, ist jeweils die benutzte Optik unter der Bilderklärung angegeben.

Systematik.

Stellung im System.

Ordnung: *Coleoptera.*
(Unterordnung: *Polyphaga.*)
Familienreihe: *Diversicornia.*
(Familiengruppe: *Clavicornia.*)
Familie: *Lathridiidae.*
(Tribus: *Lathridiini.*)
Gattung: *Cartodere* Thoms.
(Untergattung: *Cartodere* Reitt.)
Arten: *filiformis* Gyll.
filum Aubé.

Nomenklatur.

Die von Thomson aufgestellte Gattung *Cartodere* wird von Reitter (14) in drei Untergattungen: *Dienerella*, *Cartoderema* und *Cartodere* (sensu stricto) aufgespalten, wovon nur die letzte für uns in Betracht kommt. Zur Zeit ihrer Benennung wurden die beiden Arten *filum* und *filiformis* noch der Gattung *Latridius* (sic!) eingereiht. Als Synonyme zu *filiformis* finden sich die Namen *L. parallelus* Mnnh. und *L. tantillus* Mnnh. für zwei vom Grafen Mannerheim (12) aufgestellte, aber nicht haltbare und später wieder mit *filiformis* zusammengeworfene Arten.

Urbeschreibung der beiden Arten.

Gyllenhal (6) beschreibt in seinen „Insecta Suecica“, Bd. I, Teil 4, folgende 23 Arten der Gattung *Latridius*:

1. *pubescens*, 2. *crenulatus*, 3. *denticulatus*, 4. *serratus*, 5. *longicornis*, 6. *foveola*, 7. *linearis*, 8. *elongatus*, 9. *ferrugineus*, 10. *gibbosus*, 11. *transversalis*, 12. *fusculus*, 13. *similatus*, 14. *acuminatus*, 15. *angusticollis*, 16. *rugicollis*, 17. *carinatus*, 18. *constrictus*, 19. *hirtus*, 20. *rugosus*, 21. *sculptilis*, 22. *porcatus*, 23. *filiformis*.

Von der letztgenannten Art gibt er folgende Beschreibung:

„*L. filiformis:*

lineari-elongatus, angustus, sub-depressus, pallide testaceus, thorace cordato, postice transversim impresso, elytris linearibus subtiliter punctato-striatis.

Dom. Com. Dejean in litt.

Habitat sub cortice arborum emortuarum rarius; in Smolandia Dom. Luingh et Wetterhall; in Blekingia, Aspegrén; in Westgothia auctor.

Minutus, angustus, *L. constricto* similis, sed longior et in elytris adhuc angustior. Caput majusculum, oblongum, depressum, porrectum, crebre punctulatum, rufo-testaceum, oculis parvis lateralibus prominulis, aureo micantibus. Antennae vix longitudine thoracis, pallide testaceae, structura ut in prioribus. Thorax sub-cordatus, latitudine antica brevior, antice multo latior, truncatus, angulis rotundato-ampliatis, lateribus obliquis, sub-rectis, explanato-marginatis, basi truncatus, supra in disco antico convexus, intra basin fovea lata, transversa, versus angulos utrinque profundiore impressus; totus pallide testaceus, subtilissime punctulatus. Scutellum minutum, transversum, concolor. Elytra antice thoracis basi parum latiora, humeris rotundatis, thorace quintuplo longiora, fere linearia, apice rotundata, supra parum convexa, pallidius testacea, subtilissime striato-punctata. Corpus subtus ferrugineum, sub-nitidum, vix punctulatum. Pedes breviusculi, pallidius testacei."

* * *

Aubé (1) behandelt in seiner „Déscription" die vier *Latridius*-Arten: 42. *cordaticollis*, 43. *Genei*, 44. *filum*, 45. *elegans*.

Seine Beschreibung der hier einschlägigen Art lautet:

„*L. filum*:

Linearis, rufotestaceus, depressus, glaber; thorace cordato, postice valde constricto, supra granulato, in medio foveola lata impresso; elytris striato-punctatis. $1\,^1/_4$ mm.

Tête granuleuse, avec une légère impression longitudinale entre les yeux. Corselet cordiforme, fortement rétréci en arrière, les bords lateraux assez largement marginés; il est granuleux, avec une dépression transversale, très large et a peine sentie, placée près de la base et une petite fossette arrondie sur le disque, un peu avant le milieu. Élytres ovalaires, très allongées, près de quatre fois aussi longues que le corselet; marquées de stries garnies de points très serrés, les intervalles étroits et très légèrement relevés en carènes.

Elle a la plus grande analogie avec le *filiformis*, mais elle en diffère par sa forme encore plus linéaire; son corselet plus cordiforme, moins largement marginé, dont l'impression transversale posterieure est moins sentie et qui offre sur son disque une petite impression arrondie qui n'

existe pas dans le *filiformis*; en outre, ses élytres sont plus ovalaires, la base etant moins large et les epaules moins saillantes.

Cette espèce a été découverte par M. M. Guérin-Méneville qui l'a vue naître chez lui, dans un champignon venant d'Algérie."

* * *

Neben den in diesen Beschreibungen und in den neueren Bestimmungsbüchern wie Reitter (14), Kuhnt (10) usw. angegebenen Unterscheidungsmerkmalen der beiden Arten ergaben sich aus meinen Untersuchungen noch einige weitere, die im Anschluß an den morphologischen Teil tabellarisch zusammengestellt werden sollen.

Zur Morphologie.

Körpergröße.

Die Körpergröße von *C. filiformis* bezw. *filum* wird in der Bestimmungsliteratur mit 1,2—1,3 mm bezw. 1,3—1,4 mm angegeben. Meine Messungen an *C. filiformis* ergaben eine durchschnittliche Länge von 1,30 mm. Als Beispiel bringe ich hier die Messungen an sechs gleichzeitig einer Dose entnommenen Käfern:

1,24 mm	1	Stück
1,27 „	1	„
1,29 „	2	„
1,31 „	1	„
1,39 „	1	„

Also Minimum 1,24 mm, Maximum 1,39 mm, durchschnittliche Länge 1,30 mm.

60 Käfer von *C. filum* hatten folgende Längenmaße (wobei jeweils 0,05 mm zusammengefaßt sind):

1,38—1,40 mm	2	Stück
1,41—1,45 „	18	„
1,46—1,50 „	19	„
1,51—1,55 „	16	„
1,56—1,60 „	4	„
1,61 mm	1	„

Also Minimum 1,38 mm, Maximum 1,61 mm, durchschnittliche Länge 1,48 mm.

Bei späteren Längenmessungen fand ich noch an je einem Exemplar von *C. filum* die drei stark nach unten abweichenden Maße 1,23 bezw. 1,26 bezw. 1,31 mm.

Unter meinen Breitenmessungen greife ich diejenigen an dem größten Pärchen von *C. filum* heraus:

♂ (Länge 1,49 mm): breiteste Stelle des Halsschildes 0,31 mm.

♀ (Länge 1,61 mm): breiteste Stelle des Halsschildes 0,40 mm.

Die Breite beträgt also — und zwar gilt das von beiden Arten — annähernd $^1/_4$ der Länge.

Äußere Form der Imago.

Die Vertreter der Gattung *Cartodere* sind schlanke, zierliche, dorsoventral stark abgeplattete Käferchen. Die Farbe der beiden Arten *C. filum* und *filiformis* ist ein hellrötliches Braun, das je nach dem Helligkeitsgrad der Unterlage mehr rostgelb oder dunkler bräunlich erscheinen mag. Durch die glatte Oberfläche (Fehlen jeglicher Behaarung auf dem Halsschild und den Elytren) und Durchscheinigkeit des Chitins wird ihr ein gewisser Glanz verliehen. Zuweilen gewinnt man den Eindruck, als sei *filiformis* eine Spur heller als *filum*, zur Unterscheidung der beiden Arten bietet aber die Färbung keinerlei Anhaltspunkte.

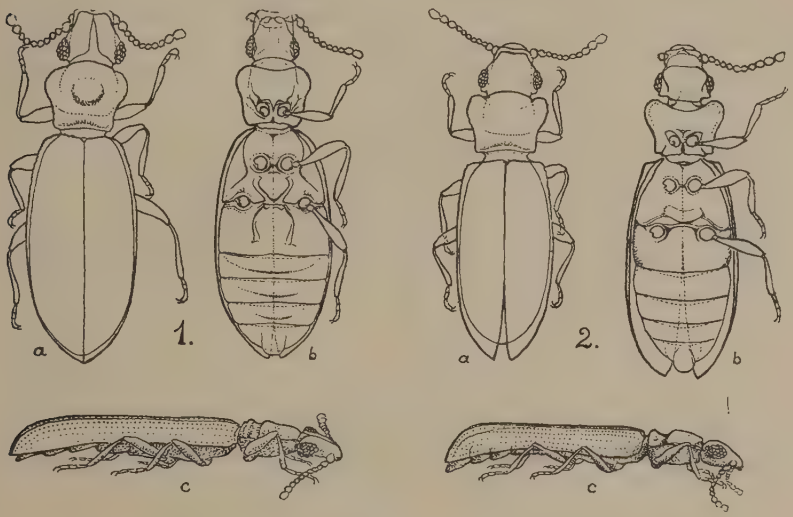


Abb. 2. *a* Rücken-, *b* Bauch-, *c* Seitenansicht von *Cartodere filum* (1) und *C. filiformis* (2).

In den Hefepräparaten findet man die Käfer infolge der Hefepartikelchen, die ihrer Cuticula und besonders den Grubenreihen auf den Flügeldecken anhaften, gelblichgrau bestäubt.

Die äußere Erscheinung der beiden Arten, von oben, von unten und von der Seite gesehen, ist in Abb. 2 wiedergegeben.

Am Kopf von *C. filum* fällt vor allem die charakteristische, nach hinten erweiterte, von einem Kielchen begrenzte Mittelfurche auf, die der anderen Art fehlt. Das Chitin dieser Mittelfurche ist glatt, außerhalb davon ist die Skulptur des Kopfes körnelig rauh. Die ziemlich stark gewölbten Augen bestehen aus 14—16 groben Fazetten. Ihre mittlere Sehachse zeigt bei *C. filum*, wo keine Schläfen vorhanden sind, eine minimale Neigung nach rückwärts, während sie bei *C. filiformis*, die kurze, parallel stehende Schläfen besitzt, senkrecht zur Körperachse liegt, eher

mit einer leichten Neigung nach vorne. Der Kopf von *filiformis* ist kaum länger, der von *filum* deutlich länger als breit.

Die Antennen der beiden Arten sind in Abb. 3 und 4 dargestellt. Sie bestehen aus 11 Gliedern. Der augenfälligste, auch in den Bestimmungsbüchern angegebene Unterschied ist der, daß die Fühlerkeule bei *filum* aus 2, bei *filiformis* aus 3 Gliedern besteht. Besonders hervorzuheben ist noch bei *filum* das kleine, kugelige Fühlerglied 3, welchem ein besonders langgestrecktes Glied 4 folgt, während bei *filiformis* die Glieder 3—8 von länglich-ovaler Gestalt sind und unter sich wenig differieren. Die anatomische Untersuchung der Antennen zeigt, daß jedes

Abb. 3. Fühler von *C. filum* (gez. mit Leitz Ok. 3, Obj. 4, Tubus 14 cm und auf $^1/_2$ verkleinert).

Abb. 4. Fühler von *C. filiformis* (gez. mit Leitz Ok. 3, Obj. 4, Tubus 14 cm und auf $^1/_2$ verkleinert).

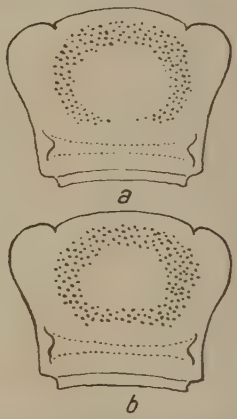


Abb. 5. Halsschild von *C. filum* (schematisch).

Glied die Chitinhülle eines kompliziert gebauten Becherchens darstellt, in dessen Öffnung der röhrenförmig ausgezogene Stiel des nächsten Becherchens eingesenkt ist. Die Keulenglieder sind ferner am distalen Ende mit einer schräg gestellten Sinnesplatte ausgestattet (in Abb. 3 und 4 teilweise angedeutet).

Der breit herzförmige, vor dem Hinterrand mit einer queren Rinne versehene Halsschild weist bei den beiden Arten folgende Unterschiede auf: bei *filum* sind seine abgerundeten Vorderecken mehr nach hinten gebogen und die Seitenränder weniger eingezogen, also mehr parallel laufend; der Halsschild von *filiformis* dagegen hat auffallend nach vorn gezogene Vorderecken und etwas mehr bogig eingezogene Seitenränder; die Ansatzstelle des Halsschildes an den Mesothorax ist im Verhältnis zur Gesamtlänge des Halsschildhinterrandes schmäler als bei *filum*.

Die rundlich-querovale Mittelgrube auf der Scheibe des Halsschildes von *filum* kommt dadurch zustande, daß sich auf dem Halsschild ein

grob punktierter Ringwall erhebt, der zwischen sich ein Stück in der Höhe und minder groben Skulptur der übrigen Halsschildfläche freiläßt. Der Ringwall kann hinten offen oder geschlossen sein (Abb. 5a und b). Auf dem Halsschild von *filiformis* dagegen findet sich lediglich eine Erhöhung, die in ihrer minder rauhen Skulptur etwa mit derjenigen des Kopfes übereinstimmt und keine Grube zwischen sich freiläßt (Abb. 6).

Die Grenzen der Chitinplatten auf der Bauchseite des Metathorax zeigen, wie dies Abb. 2b, veranschaulicht, ebenfalls charakteristische Unterschiede: sie bilden bei *filiformis* einen flachen, nach vorne konkaven Bogen, bei *filum* dagegen einen ungefähr rechtwinkeligen Haken, der zusammen mit den auf dem ersten Abdominalsegment sich fortsetzenden Spangen eine X-förmige Figur ergibt.

Der Bau der Beine, die mit kugeligen Hüften dem Thorax ansitzen und die typischen dreigliederigen Tarsen der Lathridiiden (im Gegensatz

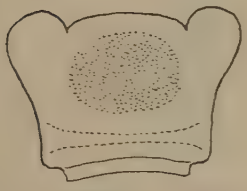


Abb. 6. Halsschild von *C. filiformis* (schematisch).

Abb. 7. Hinterbein von *C. filiformis*.

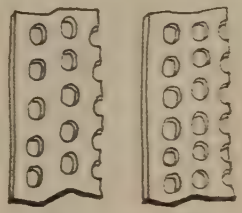


Abb. 8. Bruchstücke der Flügeldecke von *Cartodere* (schematisch).

zu den sonst 4- bis 5gliedrigen der übrigen Clavicornier) aufweisen, ist in Abb. 7 veranschaulicht.

Das Schildchen ist außerordentlich klein und bildet ein Dreieck mit stark abgerundeten Ecken.

Von den Flügeln ist nur das 1. Paar, die Flügeldecken, vorhanden, das 2. Paar dagegen vollkommen rückgebildet. Aber auch die Elytren, die infolge des Fehlens von Flugorganen nicht mehr geöffnet zu werden brauchen, scheinen sich phylogenetisch in einem Übergangsstadium, nämlich im Zustande der beginnenden Verwachsung an der Naht, zu befinden. Und zwar scheint darin *C. filum* (besonders im ♂ Geschlecht) bereits weiter fortgeschritten zu sein als die andere Art, bei der die Decken sich an der Naht noch leichter lösen, in manchen Fällen sogar an der distalen Seite ein Stück weit klaffen. Wenn in mikroskopischen Präparaten die Flügeldecken von *filiformis* mehr klaffen als die von *filum*, hat das freilich noch einen anderen, morphologischen Grund: wie aus Abb. 2c ersichtlich, ist der Flügeldeckenabfall bei *filum* flacher, bei *filiformis* dagegen steiler gewölbt, so daß hier der Druck des Deckglases in höherem Maß ein Ausweichen der Decken nach der Seite, also ein Lösen des Zusammenhanges an der Naht veranlaßt. Wie von der Seite, er-

scheinen auch von oben die Elytren etwas verschieden: die Schultern sind bei *filiformis* eckiger, die Decken daher im ganzen auch parallelrandiger als bei *filum*.

Was die Struktur der Flügeldecken betrifft, sind sie ausgezeichnet durch (8) Reihen tiefer, von einem flachen Wall umsäumter, konischer Gruben. Die Gruben haben rechteckige bis quadratische Form, die sich infolge der Abrundung der Ecken der Oval- bezw. Kreisform nähert. Bei der Dünnwandigkeit und Durchsichtigkeit des Grubenbodens gewinnt man fast den Eindruck, als ob es sich nicht nur um Gruben, sondern um Löcher handelte, wie dies z. B. das in Abb. 8a wiedergegebene Bruchstück noch wahrscheinlicher macht. Doch finden sich auch Bruchstücke (Abb. 8b), die den zartwandigen Chitinboden der Gruben einwandfrei er-

Abb. 9. Schematische Darstellung der Grubenreihen auf der Flügeldecke von *Cartodere*.

Abb. 10. Schema der Grubenreihenanordnung auf der Flügeldecke von *Cartodere*.

kennen lassen. Zwischen den Gruben ziehen sich, wie dies auch schon Wolff (18) angibt, zahlreiche feine Tracheenäste hin.

Die Anordnung der Grubenreihen ist die von konzentrischen, dem Saum- und Nahtrand der Flügeldecke parallelen Schleifen um eine unpaare Mittelreihe (Abb. 9), wobei die äußerste Schleife wieder nur eine unpaare, am Saumrand sich verlierende Reihe darstellt und die nächstfolgende mit ihrem saumseitigen Schenkel die Flügeldeckenbasis nicht ganz erreicht. Die Zahl der Gruben auf einer Decke beträgt im Durchschnitt 250. Nach dem Schema der Abb. 10 ist in der folgenden Tabelle, welche die Grubenzahl von 4 Flügeldecken wiedergibt, die unpaare Mittelreihe mit e, die konzentrisch um diese angeordneten Schleifen mit d—a bezeichnet.

Zahl der Gruben auf den Flügeldecken von *Cartodere filum*:

Flügeldecke	I	II	III	IV
Reihe e . .	33	30	31	31
d . .	63	66	65	66
c . .	64	65	65	64
b . .	64	64	64	68
a . .	25	25	25	26
Gesamtzahl	249	250	250	255 Gruben

Vorhandensein oder Fehlen derartiger Gruben auf den Flügeldecken scheint biologisch bedingt zu sein; ist es doch auffallend, daß sie bei gut fliegenden Käfern nicht oder doch viel seltener anzutreffen sind als bei jenen, die kein 2. Flügelpaar besitzen und in pulverförmigen Medien, unter Bodenstreu, Moos usw. leben. Bei den Käfern in den Hefepräparaten sind die Gruben durchwegs mit Hefepartikelchen, wahrscheinlich auch mit vom Käfer selbst stammenden Abscheidungen angefüllt.

Das Vorhandensein gratartiger Erhöhungen in den Zwischenräumen zwischen den Grubenreihen, wie es schon von Aubé für *C. filum* angegeben wird, kann ich nicht bestätigen; allerdings werden bei der mikroskopischen Betrachtung solche Grate leicht optisch vorgetäuscht. Nur zwischen den Schleifen c und d (vgl. Abb. 10) ist ein feiner, offenbar durch einen darunter hinziehenden, stärkeren Tracheenast bedingter Chitingrat zu erkennen.

Ähnliche Gruben wie auf den Flügeldecken, aber strenger kreisrund, finden sich auch an anderen Stellen der Körperbedeckung (Kopf, Halsschildrand, Bauchseite von Thorax und Abdomen), besonders da, wo das Chitin leistenartig verdickt ist.

Das Abdomen besteht aus 5 Segmenten, von denen das erste ungefähr so lang ist als die beiden folgenden; unter dem 5. Segment ragt ein halbkreisförmiges, mit etwa 12 borstenähnlichen Härchen besetztes und von den Genitalklappen flankiertes Pygidium hervor.

Tabellarische Übersicht über die morphologischen Unterschiede zwischen *C. filum* und *C. filiformis*

(wobei auf den Gegensatz zu einzelnen Angaben in den beiden oben mitgeteilten Urbeschreibungen nicht näher eingegangen wird).

	filum	*filiformis*
	(Nach Reitter):	
Kopf	mit Mittelfurche	ohne Mittelfurche
Schläfen	fehlen	vorhanden
Halsschild	mit Mittelgrube	ohne Mittelgrube
Fühlerkeule	zweigliederig	dreigliederig
Körperlänge	1,3—1,4 mm	1,2—1,3 mm
	(hinzu kommt ferner):	
Kopf	deutlich länger als breit	etwa so lang als breit
Fühlerglied 3	klein, kugelig	länglich-oval
Fühlerglied 4	langgestreckt	länglich-oval
Augenmittelachse	etwas nach hinten gerichtet	etwas nach vorne gerichtet
Halsschild	Vorderecken zurückgebogen	vorgezogen
	Seitenränder wenig geschweift	bogig eingezogen
Chitinplattenränder auf dem Metasternum	mit denen auf dem 1. Abdominalsegment eine X-Figur bildend	einen flachen Bogen bildend
Schultern	abgerundet (Aubé)	eckig
infolgedessen:		
Flügeldecken	mehr lang-eiförmig (Aubé)	mehr parallelrandig
Flügeldeckenabfall	flach gewölbt	gebuckelt
Körperlänge	im Durchschnitt 1,48 mm	im Durchschnitt 1,30 mm

Fortpflanzung und Entwicklungsstände.

Die Geschlechter.

Ein diagnostisch brauchbares äußeres Merkmal zur Unterscheidung der Geschlechter ist bei den beiden untersuchten Arten nicht vorhanden; ein relatives nur insofern, als die ♂♂ etwas kleiner und etwas schlanker sind als die ♀♀. Und zwar kommt die größere Länge des ♀ auf Rechnung des ansehnlicheren Abdomens. Das Endglied der Fühlerkeule scheint beim ♀ eine Spur kräftiger zu sein. Auch der Penis kann äußerlich nicht zur Erkennung des Geschlechtes dienen, da er nach beendeter Kopula innerhalb weniger Sekunden wieder eingezogen wird. Um Material zur Untersuchung der Sexualorgane zu gewinnen, sucht man sich also Pärchen in Kopula aus der Käfermenge heraus. Bei reichlichem Befall bereitet dies — wenigstens zu gewissen Zeiten — keine Schwierigkeit.

In der Kopula sitzt das ♂ in der in Abb. 11 wiedergegebenen Weise auf dem ♀. Dabei legt es seinen Kopf auf den Halsschild des Weibchens bezw. *(C. filum)* in die rundliche Mulde auf der Halsschildscheibe. Sucht man ein Pärchen mit dem Pinsel herauszufassen oder bringt man es in Alkohol, so löst sich die Verbindung meistens augenblicklich. Mit dem Spatel lassen sich die Tiere nicht selten ungetrennt zur Beobachtung unter der Lupe herausheben.

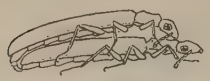


Abb. 11. Pärchen von *Cartodere* in Kopula.

Nach der Begattung klaffen zuweilen (bei *filiformis* mehr, bei *filum* weniger) dem ♀ noch eine Zeitlang die Flügeldecken an der Spitze. Dies ist aber durchaus nicht immer der Fall; es gibt zahlreiche weibliche Individuen, bei denen ebenso wie bei den ♂♂ die Verwachsung der Decken an der Naht schon eine ziemlich feste geworden ist.

Um die Eiablage zu beobachten und Form und Anzahl der Eier festzustellen, brachte ich befruchtete ♀♀ in flache Gefäße, welche mit Hefepräparat beschickt und in welche kleine, geknickte Streifen schwarzen Kartons eingestellt worden waren. Die Tiere sollten so zum Ablegen der Eier an den Knickstellen veranlaßt werden. Doch blieb der Versuch erfolglos. Und in das pulverförmige, gelblichweiße Präparat abgelegte Eier entziehen sich der Beobachtungsmöglichkeit.[1]) Wohl aber läßt der Bau der Geschlechtsorgane einige Schlüsse auf die Fortpflanzungsverhältnisse zu.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind in Abb. 12 wiedergegeben. In der Vaginalregion ist, wenn auch nur undeutlich, eine wenig ausgeprägte Bursa copulatrix (bc) zu erkennen. In den unpaaren Teil der Geschlechtsorgane, den Uterus (u), münden von beiden Seiten die ansehnlichen,

---

[1]) Nach Wolff (18) soll das ♀ nur je ein außerordentlich großes, langgestrecktes Ei ablegen, das nach seiner Zeichnung nahezu $^1/_4$ des ganzen Abdomens einnehmen müßte. Ich halte dies nach meinen Befunden für ausgeschlossen.

mehrfach gewundenen Eileiter (od) ein, deren Lumen mit scheidenwärts gerichteten Zotten ausgekleidet ist. Die Bezottung ist, wie in der halbschematischen Zeichnung angedeutet, in den einzelnen Abschnitten des Eileiters verschieden stark entwickelt, am stärksten im letzten Drittel vor dem Uterus. Zwischen Ovar und Ovidukt liegt je ein kleines, rundes, leicht abgeplattetes, stark lichtbrechendes Gebilde (ek), das nach Situs und Gestalt als Eikelch anzusprechen ist, vielleicht auch die Funktion einer Kittdrüse versieht. Die Ovarien (o) bestehen aus je vier langgestreckten, nach hinten verjüngten Eiröhren, die gemeinsam von einer feinen Tunika umhüllt sind. Entsprechend den 4 Eiröhren sind zuweilen auch die feinen Konturen von 4 Eiern in dem als Eikelch bezeichneten Organ zu erkennen

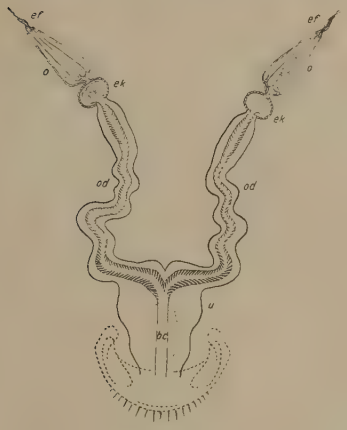


Abb. 12.
Weibliche Geschlechtsorgane von *Cartodere*.

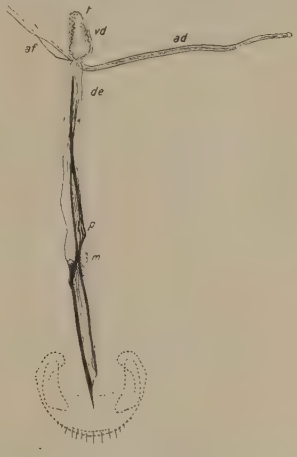


Abb. 13.
Männliche Geschlechtsorgane von *Cartodere*.

(vgl. Abb. 12 links). Jede Eiröhre läuft in einen Endfaden (ef) aus. Die Endfäden schließen sich wieder zu einem zarten Büschel zusammen. Das Vorhandensein eines Receptaculum seminis war nicht festzustellen, was auf wiederholte Befruchtung des ♀ während seiner Geschlechtsreife hindeutet.

Die männlichen Geschlechtsorgane zeigt Abb. 13. Sie fallen insbesondere dadurch auf, daß die paarige Anordnung weitgehend zu einer unpaaren reduziert ist. Den Hauptteil nimmt das sehr lange, hauptsächlich aus zwei dünnen, kräftigen Chitinspangen (Parameren) bestehende Penisgerüst (p) ein. Es ist von einer durchsichtigen, schlauchartigen Hülle umschlossen, die im hinteren Teil eine gekreuzte und daher als Gitter erscheinende fibrilläre Streifung (m) erkennen läßt. Inmitten der Hülle, zwischen den Chitinspangen, verläuft der Ductus ejaculatorius (de). An ihrem vorderen Ende mündet von der Seite her in ungefähr rechtem Winkel eine unpaare Anhangsdrüse (ad) als dünne, durchsichtige Röhre, deren Länge etwa $^2/_3$ von derjenigen des Ductus ejaculatorius beträgt. Wesentlich kürzer sind

die an der gleichen Stelle (aber nicht von der Seite her) einmündenden Vasa deferentia (vd). Die ursprünglich paarigen Hoden (t) sind zu einem kleinen, traubenförmigen Knäuel verwachsen, von welchem zwei aus Drüsenschläuchen zusammengesetzte Bündel ausgehen, die sich an der Einmündung in den Ductus wieder vereinigen, wodurch eine Schleife entsteht. Trennt man die Schleife an der Verwachsungsstelle, also am Hoden, durch, so spalten sich die beiden Schenkel in die Drüsenschläuche auf, in deren Mitte jederseits das stark mäandrisch gewundene Vas deferens liegt (Abb. 14). An der Einmündungsstelle der Vasa deferentia und der Anhangsdrüse inserieren ferner noch, dieser gegenüber, einige Gewebefäden (af), die offenbar, dem „Endfaden" der Ovarien entsprechend, das Gesamtorgan am Außenskelett befestigen.

Larve.

Von etwa 0,5 mm Größe an sind die Larven zwischen den Krümeln der Nährsubstanz zu beobachten. Sie zeigen die Pigmentarmut und damit die typische, trüb-weißliche Färbung von Insektenlarven, die nicht frei an einer Nährpflanze, sondern innerhalb pulverförmiger Substanzen (Erde, Mulm, Nagespäne usw.) mehr oder minder vom Licht abgeschlossen leben. Nur der Kopf hat eine leichte, hell bräunliche Pigmentierung.

Die Junglarve (0,70 mm lang) ist auf Tafel I, Figur 1 in Rückenansicht dargestellt. Infolge der Kontraktilität des Abdomens ist sowohl die Körperlänge als besonders das Größenverhältnis des Abdomens zur Thorakalregion Schwankungen unterworfen. Tafel I, Figur 3 z. B. zeigt Larven von 0,69 bezw. 1 mm Länge mit stark gestrecktem Abdomen. Einige Längenmessungen an ausgewachsenen Larven (wobei sich die mit × bezeichneten bereits in der typischen Starre vor der Verpuppung befanden) ergaben folgende Zahlen:

1,98 mm	. . . . .	1 Stück	
1,90 „	. . . . .	2 „	
1,80 „	. . . . .	2 „	×
1,75 „	. . . . .	2 „	×
1,72 „	. . . . .	1 „	×
1,70 „	. . . . .	1 „	×

Der Kopf (Tafel I, Figur 2), der bei der (kontrahierten) Junglarve etwa $^1/_5$ der Gesamtlänge ausmacht, bleibt während des Wachstums der Larve an relativer Größe immer mehr zurück. Abb. 15, die die Umrisse einer 0,70 mm langen Junglarve im Vergleich zu denen einer 1,75 mm langen, vor der Verpuppung stehenden Larve zeigt, läßt dies unmittelbar erkennen. Während aber in der Ansicht von oben der Kopf und vor allem seine Verbindung mit dem Prothorax sich im Verlauf des ganzen Larvenlebens wenig ändert, ist die Umwandlung in der Seitenansicht desto auffälliger. In Abb. 16 sind die beiden Larven, die auch dem

Schema Abb. 15 zugrunde lagen, von der Seite dargestellt und zum Zwecke des Vergleiches auf gleiche Größe gebracht. Hier bekommen junge und alte Larve durch die Form des Kopfes ein völlig verschiedenes Aussehen. Ohne jede dorsoventrale Einkerbung sitzt bei der Junglarve der Kopf, der die Höhe der Thoraxsegmente hat, dem Prothorax an, während er später bedeutend flacher wird und sich deutlich gegen die Brust absetzt. Ferner besitzt die Junglarve immer Augen, und zwar je drei einfache Augen auf jeder Seite hinter der stark emporgewölbten Fühlerbasis (Abb. 16 und Tafel I, Figur 2); bei der erwachsenen Larve können noch Pigmentflecke erhalten sein, meist aber ist sie in ihrem letzten Stadium vor der Verpuppung augenlos.

Die Antenne sitzt der eben erwähnten Emporwölbung auf und besteht aus drei Gliedern. Das 1. Glied ist breit und kurz, das 2. langgestreckt

Abb. 14. Vas deferens mit den darum gelagerten Drüsenschläuchen.

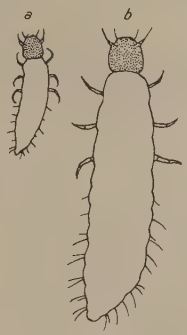


Abb. 15. Umrisse der jungen *(a)* und der erwachsenen *(b)* Larve von *Cartodere* (gez. mit Leitz Ok. 1, Obj. 2, Tub. 14 und auf $^1/_2$ verkleinert).

und nach außen etwas konisch erweitert, das kleine Endglied trägt eine lange, kräftige Borste. Das 2. Fühlerglied ist ferner auf der Unterseite mit einem zahnartigen, schräg nach vorne gerichteten Fortsatz versehen (vgl. Abb. 16).

Die Mundwerkzeuge der Larve sind wohl entwickelt. Schon bei Betrachtung des lebenden Tieres fällt in der vorderen Kopfregion ein durchscheinendes, lebhaft bräunlichrot gefärbtes Organ auf; es ist dies das Chitingerüst der Mundteile, und zwar in der Hauptsache die stark chitinisierten Skeletteile der Maxillen und des Labiums. Das Labrum ist eine annähernd halbkreisförmige Platte mit spärlicher Beborstung. Die Mandibeln (Abb. 17) bilden gekrümmte Schaufeln, die mit ihren je 6 in einem Bogen stehenden Zähnchen an die Form eines Elchgeweihes erinnern. Die Palpen sämtlicher Mundteile sind mit mehr oder minder langen Endborsten versehen; der kegelförmige, ungegliederte Mandibulartaster trägt 2, der dreigliederige Maxillartaster 1 Borste. Dieser ist weitaus am kräftigsten

entwickelt, gleicht in seinem Bau der Antenne und steht ihr auch an Größe wenig nach. Wie Tafel I, Figur 2 zeigt, liegen bei bestimmter Stellung des Kopfes die Borstenenden der Antennen, der Maxillartaster und der Mandibulartaster in einer Geraden.

Den Bau der Larvenextremität gibt Abb. 18 wieder. Jeder Hebelarm ist an seinem distalen Ende mit einigen wenigen Borsten versehen. Der

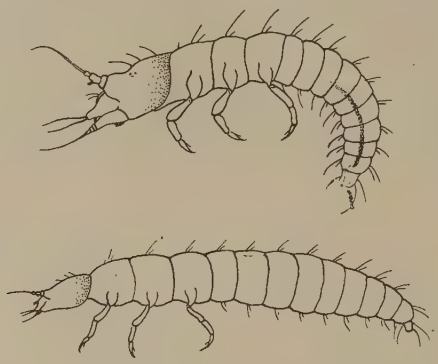


Abb. 16. Junge (oben) und erwachsene (unten) Larve von *Cartodere filum* (Seitenansicht der in Abb. 15 dargestellten Individuen, auf gleiche Größe gebracht).

Tarsus besteht aus einem einzigen, leicht gekrümmten Klauenglied, das auf der Konkavseite ebenfalls eine kurze Borste trägt.

Durch das, wie schon erwähnt, erheblich kontraktile Abdomen, das aus 10 Segmenten zusammengesetzt ist, schimmert — besonders bei der jungen Larve — der mit Kot gefüllte Enddarm als dunkle, leicht gekrümmte Linie (vgl. Abb. 16 und Tafel I, Figur 1). Die spärliche, ziemlich regel-

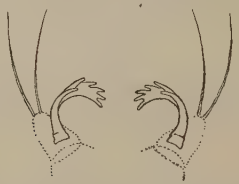


Abb. 17. Mandibeln der Larve von *Cartodere*.

Abb. 18. Bein der Larve von *Cartodere*.

mäßige Behaarung des Kopfes und Körpers, die aus Figur 1 der Tafel I zu ersehen ist, bedarf keiner weiteren Beschreibung.

Über die Zahl der Larvenhäutungen ließen sich keine Anhaltspunkte gewinnen. Die Dauer des Larvenstadiums ist abhängig von der Temperatur. In einem Gefäß, in welches ich am 23. November einige Käferpärchen in käferbrutfreie Hefe brachte, fand sich am 10. Januar, also nach 48 Tagen, eine etwas mehr als halb erwachsene Larve. Das ergäbe nach Abrechnung einer willkürlich angenommenen Eizeit von 10 Tagen eine Larvenzeit von ca. 2—3 Monaten (im Winter, in einem nur bei Tage geheizten Raum).

Zur Verpuppung spinnt die Larve ihr Hinterende mit einem kleinen Gespinstpfropf auf der Unterlage fest; dafür wählt sie die Wandung des Gefäßes oder mit besonderer Vorliebe den Deckel. Doch hängt sie hier weder als Larve noch als Puppe senkrecht nach unten wie die Sturzpuppen der Vanessen, sondern bildet mit der Unterlage einen spitzen bis halbrechten Winkel.

Vor der Umwandlung in die Puppe zieht sich die Larve etwas zusammen, die Beine stehen starr vom Körper ab und das Abdomen schwillt besonders in seiner hinteren Hälfte an. Dieser Zustand, in dem sie wie tot und etwa von einem Parasiten aufgetrieben aussieht, ist ein Anzeichen, daß alsbald die Haut hinter dem Kopf längs der Rückenlinie aufspringen wird.

Puppe.

Wenn die Larve sich zur Puppe häutet, schiebt sie unter drehenden Bewegungen ihre Haut zurück, so daß die zusammengeschrumpfte Haut dauernd als weißlicher Ring das Hinterende der Puppe umgibt. Die Puppe, die ebenfalls die trüb weißliche Färbung der Larve hat, ist auf Tafel I, Figur 4 in Rückenansicht, auf Abb. 19 in Bauchansicht dargestellt. Ihre Länge beträgt im Durchschnitt 1,50 mm. Das in Abb. 19 wiedergegebene Exemplar mißt 1,46 mm. Weitere Längenmaße von Puppen sind: 1,50 mm, 1,53 mm, 1,55 mm. Die Puppe ist, auch wenn die Verpuppung sich nicht in dem pulverförmigen Medium vollzog, verschieden stark mit feinen, weißlichen Ausscheidungen bedeckt. An ihrer äußeren Gestalt ist besonders hervorzuheben, daß die Fühlerscheiden nicht auf der Bauchseite liegen, sondern rückseitig über die Flügeldeckenscheiden geschlagen sind; ferner liegen nur das 1. und 2. Paar Beinscheiden den Flügeldeckenscheiden bauchseitig auf, das 3. Paar dagegen ist von diesen überdeckt und ragt nur wenig unter ihnen hervor. Der Unterschied zwischen dickeren (weiblichen?) und dünneren (männlichen?) Puppen ist auffallend.

Die Puppe erscheint anfangs völlig augenlos. Allmählich aber tritt an der Stelle der künftigen Facettenaugen, und zwar an deren Innenseite, ein deutlicher Pigmentfleck hervor. Außerhalb von diesem differenzieren sich dann eine größere Zahl (bis 24) kleiner, unregelmäßiger Pigmentpünktchen, die wiederum teilweise zusammenfließen, woraus eine geringere Zahl entsprechend größerer Flecke entsteht. An einer Puppe z. B. zählte ich links 24 solche unregelmäßig gelagerten, braunen Pünktchen außerhalb des großen Pigmentflecks, rechts deren 14 größere, die unter sich wenig verschieden und bereits regelmäßiger angeordnet waren. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich in dem großen Fleck jederseits um ein ursprüngliches Nebenauge handelt, das im Laufe der Imaginalentwicklung in das Facettenauge einbezogen wird. Die Ausbildung der Augen während des Puppenstadiums ist so charakteristisch, daß aus ihrem jeweiligen Zustand auf das Alter der Puppe geschlossen werden kann.

Die Dauer des Puppenstadiums (im Winter, bei Tage Zimmertemperatur) geht aus folgendem Versuchsprotokoll hervor:

27. Oktober. 12 erwachsene Larven isoliert.

3. November war noch keine der Larven verpuppt.

9. November. 4 Individuen verpuppt; von 8 Stück, die sich noch im Larvenstand befanden, einige bereits zur Verpuppung angesponnen.

22. November. 5 Tiere sind verpuppt.

29. November. Sämtliche 12 Tiere sind verpuppt.

6. Januar. 2 Käfer geschlüpft, eine Puppe zeigt schon starke Bräunung.

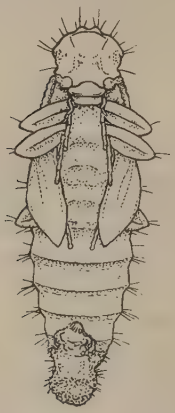


Abb. 19.
Puppe von *Cartodere* in Bauchansicht (gez. mit Leitz Ok. 1, Obj. 2, Tub. 14 und auf $^2/_3$ verkleinert).

Abb. 20.
Verkümmerter Jungkäfer von *C. filiformis* mit anhängender Exuvie.

10. Januar. Ein dritter Käfer geschlüpft, eine weitere Puppe stark gebräunt.

24. Januar. 3 weitere Käfer geschlüpft, eine Puppe unmittelbar vor dem Schlüpfen.

Die Verpuppungen fielen in die Zeit zwischen 9. und 29. November, das Ausschlüpfen der Hälfte der Käfer in die Zeit zwischen 6. und 24. Januar. Für die Puppenruhe ergibt sich also eine Dauer von ziemlich genau 2 Monaten.

Gegen das Ende der Puppenzeit beginnt die Puppe von der Kopfseite her sich zu bräunen und zeigt schließlich die gleiche Färbung wie der frisch geschlüpfte Jungkäfer: der Kopf ist lebhaft rötlichbraun, die Beine hell rötlichbraun, die Flügeldecken etwas heller mit bereits deutlich erkennbaren Grubenreihen, das Abdomen fast weiß. Ist der Käfer in der Puppe fertig entwickelt, so treten in kurzen Zeitabständen konvulsivische Bewegungen auf, die den Zweck haben, die Chitinhülle an der Rückennaht zum Platzen zu bringen. Der Kopf wird abwechselnd stark gegen die Brust eingekrümmt und wieder gerade ausgestreckt, wodurch auch

die Fühlerscheiden etwas aus ihrer ursprünglichen Lage herausgezogen werden. Allmählich verlangsamen sich diese Bewegungen, der Kopf wird mehr ruckweise nach unten gebogen und die Fühlerscheiden, die mit ihrem Keulenende festhaften, stark gespannt; einige Male krümmt sich dabei der Körper fast bis zum Halbkreis ein. In der letzten Phase tritt längs des Rückens eine durchscheinende dunkle Linie auf, die sich gegen das Hinterende zu verbreitert und hier ein gelblichweißes Lumen bekommt. Sodann spaltet sich die Hülle in der bekannten Weise und der noch weiche Jungkäfer schlüpft aus.

Sehr leicht löst sich die Puppe von ihrer Unterlage, wobei nur der winzige Cremastergespinstpfropf als kleiner Ring zurückbleibt, während der Hautring fest am Abdomen der Puppe haftet. Aus derartig abgesprungenen Puppen befreit sich der ausschlüpfende Käfer nur mit Mühe; in vielen Fällen verkümmert er, da er die Exuvie nicht ganz von seinem Abdomen abstreifen und die Elytren nicht zur Entfaltung bringen kann (Abb. 20). Doch ergeben auch abgesprungene Puppen normal entwickelte Käfer, so daß das Ablösen der Puppen noch kein Vernichtungsmittel bedeutet.

Charakteristisch sind die nach der Entpuppung zurückbleibenden Exuvien, dargestellt auf Tafel I, Figur 5. Sie bestehen aus a) dem kleinen, ringförmigen Gespinstpfropf, mittels dessen sich die Larve auf der Unterlage angeheftet hat, b) der gegen das Hinterende zusammengeschobenen letzten Larvenhaut, die meist die abstehenden Beine und den Kopf deutlich erkennen läßt, c) der Puppenhaut, die auf ihrer ganzen Länge zu einem dünnen, mit den borstigen Haaren besetzten Strang eingeschrumpft ist und am oberen Ende die ansehnliche, nicht geschrumpfte Kopfkapsel trägt. Die Exuvien stehen wie feine, weiße Fädchen in mehr oder minder spitzem Winkel von ihrer Unterlage ab und sind der augenfälligste Ausdruck für die (gegenwärtige oder vergangene) Befallstärke eines Gefäßes. Auch wenn sie sich nach längerer Zeit ablösen, bleibt immer noch ihre Basis, der Gespinstpfropf, als weißes Ringchen zurück.

Zur Lebensweise der beiden Arten.

Bewegung.

Die Käfer wühlen sich ziemlich behende durch die Partikeln der Hefepräparate und bewegen sich flink auf deren Oberfläche. Öffnet man eine Dose, so beginnen viele der an der Wandung oberhalb des Pulvers und auf der Unterseite des Deckels sitzenden Tiere alsbald, offenbar durch das Licht gestört, umherzulaufen. Bei reichlichem Befall hat man Mühe, die Dose wieder zu schließen, ehe nicht eine Anzahl der Käfer auf ihre Außenseite gerät.

An senkrechten Wänden sowohl der Pappdosen als der Blechdosen können die Käfer und Larven ohne alle Schwierigkeit emporkriechen. Auch an nicht sehr glattem, gegossenem Glas (wie in den in Abb. 1 dar-

gestellten Senfgläsern) kommen die Käfer leicht hoch, während sie in Gefäßen aus gutem, geblasenem Glas den Versuch meist nach $^1/_2$ cm Anstieg wieder aufgeben. Wird eine wagrecht liegende Glasplatte, auf der sich Käfer befinden, senkrecht gestellt, so gleiten sie ausnahmslos ab. Die Larven arbeiten sich nur mit Mühe an senkrechten Glaswänden empor, wobei sie sich abwechselnd auch mit dem Hinterende festheften, indem sie den Enddarm gewissermaßen als Nachschieber verwenden. Mit dieser Fortbewegungsart steht natürlich auch die starke Kontraktilität des Abdomens in Zusammenhang.

Die durchschnittliche Geschwindigkeit der Käfer auf horizontalem, glatten Boden beträgt ca. 1 cm in 5 Sekunden. Daß dabei die Oberflächenbeschaffenheit der Unterlage kaum eine Rolle spielt, zeigen die in

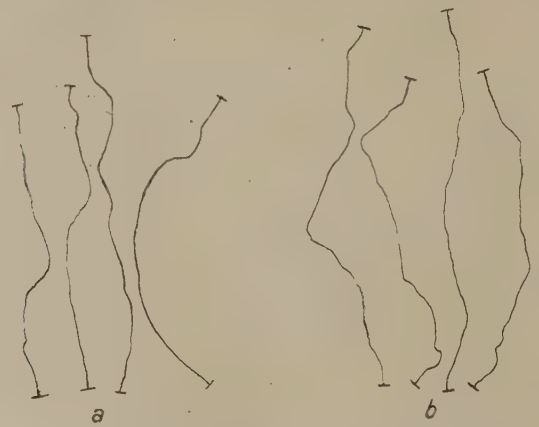


Abb. 21. Von den Käfern in je 30 Sekunden zurückgelegte Wegstrecken: *a* auf Papier, *b* auf Glas.

Abb. 21 wiedergegebenen, in je 30 Sekunden zurückgelegten Wegstrecken a) auf gewöhnlichem Schreibpapier, b) auf Glas. Am Rücken liegende Käfer vermögen sich auf dem Papier, das ihren Tarsenklauen genügenden Angriff ermöglicht, umzuwenden, auf der Glasunterlage dagegen nicht. Langsamer als die Imago, aber ausdauernd und meist negativ phototaktisch gerichtet bewegt sich die Larve. Die ausgewachsene Larve legt im Durchschnitt 8 mm in der Minute zurück.

Bei der Imago dagegen ist negative Phototaxis weniger deutlich vorhanden. Versuche in dieser Richtung wurden in der Weise ausgeführt, daß ich auf die Mitte eines quadratischen Stückes weißen Papiers von 22,5 cm Seitenlänge eine Anzahl Käfer schüttete und ihre Wegrichtungen verfolgte. Das Papier war an einem Fenstertisch aufgelegt. Seine nach dem Licht gerichtete Seite sei mit S, die Gegenseite mit N, die beiden senkrecht dazu liegenden Kanten mit O bezw. W. bezeichnet. Sogleich nach dem Aufschütten beginnen die Käfer nach verschiedenen

Richtungen auseinanderzulaufen. Nach 58 Sekunden hatte bei einem Versuch der erste Käfer eine Kante erreicht; nach 2 Minuten waren an den einzelnen Kanten angelangt: S 1, N 6, O 3 W 4 Käfer. Bei einem anderen Versuch waren ebenfalls nach 2 Minuten angelangt: S 5, N 6, O 6, W 5 Käfer. Daraus ergibt sich eine minimale Bevorzugung der dunklen Seite.

Weit deutlicher ausgeprägt dagegen ist die Thigmotaxis, wie sie bei Tieren, die in einem pulverförmigen, sie von allen Seiten umgebenden Medium leben, vielfach beobachtet wird (vgl. auch Janisch [9] über *Sitodrepa panicea*). Wie in Abb. 1 angedeutet, suchen die Käfer mit Vorliebe die Zone zwischen Gefäßrand und Deckelrand auf, und zwar gerade die Stellen, wo ihre Bauch- und Rückenseite gleichzeitig mit der Glaswandung in Berührung kommt. Auch auf Glas oder Papier laufende Käfer streben viel weniger dunklen Stellen zu als solchen, wo sie sich unter einen Streifen Papier, unter ein Brettchen oder dergleichen verkriechen können. Ebenso halten sich die Larven besonders gern zwischen Dosen- und Deckelrand und an den Innenkanten der Deckel auf, während sie zur Verpuppung mit Vorliebe jene Region der Dosenwand wählen, die eben noch von der obersten Hefeschicht bedeckt ist.

Bei Nacht streben die Käfer lebhaft dem künstlichen Licht zu. Häufig war die Beobachtung zu machen, daß die Tiere, die sich tagsüber in dem Hefepulver aufhalten, nachts, wenn das Glasgefäß neben eine elektrische Lampe gestellt wird, vollzählig an die Oberfläche des Pulvers kommen und an der Glaswand weiter emporstreben. Nach einiger Zeit findet man dann gewöhnlich die überwiegende Mehrzahl der Käfer auf der Seite gegen die Lampe zu sitzen.

Zu gewissen Zeiten, vermutlich vor der Begattung, scheint die Käfer ein starker Wandertrieb zu befallen; wenigstens findet man zeitweise ganze Populationen frischer, lebhafter Tiere außerhalb des Hefepulvers, die auch, wo sich eine Gelegenheit bietet, das Gefäß verlassen, um größere Strecken zurückzulegen. Ein auffallender Wandertrieb ist auch bei den Larven zu beobachten, ehe sie in den der Verpuppung vorausgehenden Zustand der Trägheit und schließlich der Starre geraten. Solche Larven vermögen sich aus nicht ganz gut schließenden Dosen oft in großer Zahl herauszuwühlen. Um den Boden der Dose bildet sich dann ein Ring von Hefepartikeln, zwischen denen sich die Larven wälzen. Es ist einleuchtend, daß dieses Verhalten einer unliebsamen Ausbreitung der Schädlinge in Lagervorräten Vorschub leistet.

Für die Länge des Weges, welchen eine vom Wandertrieb geleitete Larve zurücklegen kann, führe ich ein Beispiel an: Auf einem Blatt schwarzen Papiers von 12 und 15,5 cm Seitenlänge standen zwei mit Käferbrut besetzte Glasschalen. Einige Tage nach der Aufstellung fand ich an einer Ecke des Blattes eine Larve zur Verpuppung angesponnen, die aus einer der beiden Schalen entkommen war. Nehmen wir an, daß

sie aus der zunächst stehenden Schale stammte und jene Stelle auf dem kürzesten Weg erreichte, so hätte sie zurückgelegt: 40 mm im Glas aufwärts, 5 mm zwischen Glas und Deckel hindurch, 50 mm außen am Glas abwärts (diese Strecke kann sie allerdings auch herabgefallen sein), 90 mm auf dem Papier von der Schale bis zur Stelle des Anspinnens; im ganzen also mindestens einen Weg von 185 (bezw. 135) mm, wahrscheinlich aber bedeutend mehr.

Ganz erheblich größer und für die Ausbreitung des Befalles bedeutsamer sind natürlich die Marschleistungen der Imago. Auf sie werden Neuinfektionen auch in den allermeisten Fällen zurückzuführen sein.

Ernährung.

Sowohl die Käfer als besonders die Larven nähren sich von der Hefe, und zwar offenbar nur von den kleineren, staubförmigen Partikelchen, die den größeren Brocken anhaften; denn an den rundlichen, größeren Stücken waren Fraßspuren niemals festzustellen. Die Nahrungsmenge, die der Käfer aufnimmt, scheint minimal zu sein. Abb. 22 stellt den Darmtraktus des Käfers dar. In seinem vorderen Teil findet sich eine leicht erweiterte Stelle des Oesophagus (oe), aus welcher beim Aufschneiden ein kleines Quantum trübflüssigen Speisebreies austritt. An den dünnen, langgestreckten Mitteldarm schließt sich, mit einer Bulbus-artigen Erweiterung beginnend, der Enddarm an. In diese Erweiterung münden die 6 dünnen, schlauchförmigen Vasa Malpighi (vm) ein, von denen zwei in ihrem Endabschnitt mit dem weiter zurückliegenden, verdickten Teil des Enddarmes verwachsen sind. Der Enddarm (ed) selbst macht hinter dem Bulbus eine sehr charakteristische, S-förmige Schleife, in welcher die nach hinten allmählich zunehmende Verdickung beginnt. Eine Einschnürung setzt den Enddarm von der kurzen, länglichen, stärker lichtbrechenden Rektalampulle (ra) ab, mit der der Darmtraktus in die Afteröffnung ausmündet. Etwa von der S-förmigen Schleife an ist der Enddarm, wie in Abb. 22 wiedergegeben, mit Kot gefüllt. Beim Öffnen des Abdomens (zur Präparation der Geschlechtsorgane) reißt in der Regel der Darm an seiner widerstandslosesten Stelle, der Grenze von Mittel- und Enddarm, durch, so daß zugleich mit den Geschlechtsorganen auch der S-förmig gekrümmte Enddarm samt den Malpighischen Gefäßen freigelegt wird.

Am Darm der Larve fällt eine sackartige Erweiterung des Mitteldarmes auf; öffnet man sie, so tritt aus ihr in größeren Mengen der granulierte (weniger zerkleinerte) Speisebrei aus, der sofort gerinnt. Besonders deutlich ist an der Larve schon von außen der mit Kot gefüllte Enddarm als leicht gekrümmte dunkle Linie zu erkennen (vgl. Abb. 16 und Tafel I, Figur 1).

Die Fäkalien der Käfer sind dünne, regelmäßig zylindrische Stäbchen von dunkelbrauner, fast schwarzer Farbe; diejenigen der Larve ähnliche,

aber größere Stäbchen und fast weiß, so daß sie sich von dem gelblichen Hefepulver durch ihre etwas hellere Färbung abheben.

Versuche mit verschiedenen Nahrungsmitteln wurden in der Weise angestellt, daß je eine Anzahl Käfer in Glasgefäßen mit

a) Furunkulinpulver „Zyma",
b) in kleine Würfel geschnittener Preßhefe,
c) Weizenmehl,
d) Roggenbrot in kleinen Krümeln,
e) Streuzucker

zusammengebracht wurden. Die pulverförmigen Substanzen bedeckten den Boden der Gefäße 1 cm hoch. Die Gläser wurden unverdunkelt bei Zimmertemperatur gehalten. Hierzu ist vor allem zu bemerken, daß die Tiere, wie dies im nächsten Abschnitt dargelegt wird, monatelang zu hungern vermögen, daß also das Ergebnis von Fütterungsversuchen, die einen Angriff oder eine Abnahme des Futtermittels nicht direkt erkennen lassen, immer ein unsicheres sein wird. Ein kleiner Prozentsatz an toten Käfern war in sämtlichen Versuchsgläsern, auch in dem ihnen zusagendsten Material, nach wenigen Wochen vorhanden, was in der nur dünn geschichteten Substanz auf ungünstige Feuchtigkeits- oder Wärmeverhältnisse, vielleicht auch auf mangelnde Befriedigung des thigmotaktischen Bedürfnisses der Tiere zurückzuführen sein mag. Die Mehrzahl der Käfer aber war in den Versuchsgläsern a, c, d, e nach 10 Wochen noch so frisch, als entspräche das jeweilige Medium durchaus ihren Lebensbedingungen. Überall hielt sich ein Teil von ihnen an der bevorzugten Stelle zwischen Glasrand und Deckelrand auf. Nur in Glas b hatte die Preßhefe nach wenigen Tagen Wasser angezogen und zersetzte sich, wobei die Käfer an der feuchten Oberfläche der Würfel kleben blieben und eingingen. In einer zweiten Versuchsreihe gleicher Art, in welcher die Preßhefe-Würfel trockener gehalten wurden und schließlich vollständig austrockneten, waren Käfer ebenfalls noch nach 10 Wochen frisch und an den geschrumpften Würfeln nagend anzutreffen. In der Gebrauchsform, in welcher Preßhefe zu Backzwecken in den Handel kommt, ist sie nach meinen Erfahrungen dem Angriff durch *Cartodere* nicht ausgesetzt.

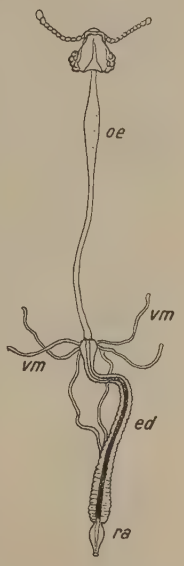


Abb. 22.
Darmtraktus von *Cartodere*.

Auch das Brot (Versuch d) wurde von den Käfern nicht angenommen; erst als sich auf den etwas feuchten Krumen ein Schimmelrasen bildete, hielten sich die Tiere fast ausnahmslos in den verschimmelten Bezirken und schienen sich nicht von dem Brot, sondern von den Pilzen zu nähren.

Einwandfrei ließ sich in einem Falle in Glas e ein Käfer beim Lecken an dem Zucker beobachten.

In einem weiteren Versuchsglas wurden die Käfer in gleicher Weise mit fein gemahlenem Kochsalz zusammengebracht. Auch in diesem Medium vermögen sie sich einige Monate lang zu halten, wenn man dafür sorgt, daß das Salz trocken bleibt. Dieser Versuch hatte ein untersuchungstechnisch nutzbares Ergebnis: die in der Hefe lebenden Käfer sind, wie erwähnt, sämtlich auf ihrer Oberfläche, besonders auf den Flügeldecken, mit Hefepartikelchen und Abscheidungen bedeckt. Hält man sie aber einige Zeit in Kochsalz, so werden sie, ohne dadurch in ihren Lebensfunktionen zu leiden, völlig frei von Verunreinigungen. Auch bei den Puppen, die stark von pulverigen Substanzen bedeckt sind, ließ sich das Verfahren mit Erfolg anwenden: sie wurden kurze Zeit mit Kochsalz geschüttelt und sodann, wenn an Stelle der bisherigen Verunreinigungen das Salz auf ihrer etwas klebrigen Oberfläche haftete, mit Wasser abgespült. Es war dies der beste Weg, für die morphologische Untersuchung geeignete Objekte zu erhalten.

Lebensdauer.

Nach meinen Beobachtungen läßt sich sagen, daß die Käfer ungefähr so lange leben als sie hungern, mit anderen Worten: daß das Vorhandensein oder Fehlen von Nahrung die Lebensdauer der Imagines nicht wesentlich beeinflußt.

Am 21. Oktober 1924 wurden 14 Käfer (*Cartodere filum*) in ein Zylindergläschen von 60 mm Länge und 10 mm Durchmesser gebracht und dieses mit einem Gummipfropfen luftdicht verschlossen. Am 28. Oktober waren sämtliche Tiere noch sehr frisch; 6 davon wurden für andere Versuche dem Gläschen entnommen, die übrigen 8 weiterhin unter Luftabschluß dunkel gehalten. 9. November: Sämtliche Käfer frisch, am Boden des Gläschens zusammengeballt. 22. November: Unverändert, nur einige der Käfer machen einen etwas matten Eindruck. 29. November: Das Gläschen wurde zur Untersuchung der Käfer geöffnet. 7 Käfer frisch, einer tot. 10. Januar 25: Die 7 Käfer in dem Gläschen, das seit dem 29. November ungeöffnet im Dunkeln aufbewahrt wurde, lebend und frisch. 24. Januar: Von den Hungertieren eines tot, die übrigen lebend und frisch. 15. März: 4 Käfer lebhaft, 3 tot. 19. April: Nur mehr eines der Tiere zeigt noch Lebenserscheinungen: lebhaft bewegt es die Fühler, schwerfälliger die Beine.

Der überlebende Käfer hielt sich also rund 6 Monate, vom 21. Oktober 24 bis zum 19. April 25, in dem Gläschen ohne Nahrung. In der letzten Periode des Versuches, vom 29. November an, wurde das Glas nicht mehr geöffnet, so daß die Tiere zuletzt bis 141 Tage lang in einem Luftquantum von $6\,r^2\pi$ = ca. 4,7 ccm lebten. Den Sauerstoffverbrauch während dieser Zeit suchte ich mangels besserer Hilfsmitel wenigstens

qualitativ festzustellen, indem ich sowohl in das eben geöffnete Versuchsgläschen als auch in ein genau gleiches Kontrollgläschen einen brennenden Span einführte: im Kontrollgläschen erlosch der Span ziemlich genau in der Mitte, im Versuchsgläschen bereits dicht unter der Öffnung.

Es haben also weder Nahrungsmangel noch mangelnde Sauerstoffzufuhr erheblich auf die Lebensdauer der Käfer eingewirkt; denn eine annähernd gleiche Sterblichkeit wie in diesem Versuch ist auch in den mit Nahrungsmitteln beschickten und nicht unter Luftabschluß gehaltenen Gefäßen festzustellen.

In gewissen Zeitabschnitten, welche ungefähr der Lebensdauer der Tiere entsprechen, erschöpft sich auch der Käferbestand der infizierten Hefepräparatdosen. Während vier Jahren machte ich wiederholt die Wahrnehmung, daß in einer Dose sämtliche Käfer abgestorben schienen und in Massen auf der Oberfläche des Pulvers lagen, daß aber nach einiger Zeit erst vereinzelte, dann zahlreiche lebende Käfer zwischen den toten auftraten, und daß abermals nach einem Zeitabschnitt, der zwischen einem halben und einem ganzen Jahr liegt, wieder nur Käferleichen das Hefepulver bedeckten. Das endgültige Absterben der Schädlinge in einer einmal befallenen Dose war in den vier Jahren überhaupt nicht zu beobachten; der Befall schwankt nur im Rhythmus der Populationen, wobei das Verhältnis toter zu lebenden Käfern dauernd zunimmt.

Die große Zahl toter Käfer auf der Oberfläche des längere Zeit infizierten Präparates läßt vermuten, daß die Altkäfer vor dem Absterben das pulverförmige Medium zu verlassen streben. Allein auch das Pulver enthält in solchen Fällen eine Menge toter Käfer, und zwar, wie folgende Kontrolle ergab, in den tieferen Schichten zuweilen mehr als in den höheren.

Der obersten Region des Inhaltes einer Dose wurden 9,0 ccm Hefepulver entnommen. Sie enthielten 94 tote und 37 lebende Käfer. Befallsdichte pro ccm also 14,55; davon:

10,45 tote,
4,10 lebende Käfer.

Dem untersten Teil der Dosenfüllung wurden 5,5 ccm Hefepulver entnommen. Sie enthielten 74 tote und 3 lebende Käfer. Befallsdichte pro ccm somit 14,00; davon:

13,45 tote,
0,55 lebende Käfer.

Das periodische Absterben der aufeinanderfolgenden Käfergenerationen bedingt also eine zunehmende Verunreinigung der Präparate in allen Schichten des Doseninhaltes.

* * *

Werden die auf dem Präparat sich bewegenden Käfer nur leicht — etwa mit einer Pinselspitze — berührt, so suchen sie sich in das Pulver

zu verkriechen; bei stärkerer Störung dagegen erfolgt Totstellen. Und zwar hält das Totstellen auf einen kurzen, aber kräftigen mechanischen Reiz hin wesentlich kürzer an als auf einen sanfteren, aber länger andauernden. Auch die Larven stellen sich von einer gewissen Reizstärke an tot.

* * *

Ein einfaches Mittel zur Fraktionierung lebender und toter Käfer ist dieses: Bringt man die Tiere in 96%igen Alkohol, so sinken die lebenden (und auch die erst frisch gestorbenen) Individuen unter, während die eingetrockneten toten Individuen auf der Oberfläche schwimmen. Der Grund dieses Verhaltens liegt darin, daß zuerst an der mit dünnstem Chitin bekleideten Körperstelle, nämlich auf dem Rücken des Abdomens, eine Schrumpfung eintritt, wodurch ein Hohlraum zwischen den Flügeldecken und dem Abdomen entsteht, der das spezifische Gewicht des Käfers unter die des Alkohols herabsetzt und wie eine Schwimmkammer wirkt. (Nebenbei bemerkt ein weiterer Beweis dafür, daß es sich in den Vertiefungen auf den Flügeldecken nicht um Löcher, sondern nur um Gruben handeln kann.) Nach 24 Stunden ist auch ein Teil der tot in den Alkohol gebrachten Tiere gesunken. An der toten Puppe schrumpft ebenfalls die Dorsalseite des Abdomens in gleicher Weise ein; doch geht die eingetrocknete Puppe wie die lebende im Alkohol sofort unter, eben weil ihr jene „Schwimmkammer" fehlt. Das gleiche gilt von den abgestorbenen, noch unausgefärbten Jungkäfern, bei denen die weichen Flügeldecken sich mit dem schrumpfenden Abdomen einsenken.

Schädlichkeit und Bekämpfung.

Schaden.

Die Beeinträchtigung von Vorräten durch Insekten im allgemeinen ist eine doppelte: 1. die direkte Materialzerstörung durch ihren Ernährungsfraß, 2. die „Verunreinigung" des Materials durch die — lebenden oder toten — Körper der Insekten selbst, ihre Entwicklungsstadien und ihre Körperprodukte (Exuvien, Gespinstfäden, Sekrete, Fäkalien). Darnach lassen sich vier Gruppen von Vorratsschädlingen unterscheiden:

a) Insekten, welche nur auf die erste Art schaden, indem sie lediglich von dem Vorratsmaterial fressen, es dann aber wieder verlassen und sich vor allem nicht in ihm entwickeln, z. B. *Vespa* (hier ist freilich die Einschränkung zu machen, daß Lebensmittel, die die Spuren eines Insektenfraßes tragen, schon aus diesem Grund als „verunreinigt" oder „verdorben" gelten);

b) solche, bei denen die erste Art der Beeinträchtigung überwiegt, z. B. *Calandra*, *Bruchus*;

c) solche, bei denen beide Schädigungsarten sich die Waage halten, wie etwa *Sitodrepa panicea* und die Hausameisen;

d) solche, bei denen die Verunreinigung noch wesentlich empfindlicher ist als der Fraß, z. B. *Ephestia kuehniella*, *Cartodere;*

e) endlich solche, bei denen die Schädigung überhaupt nur in der „Verunreinigung" besteht, wie etwa *Silvanus surinamensis*, der zoophag ist und sich lediglich als Räuber der Brotkäfer- und Kornkäferlarven in menschlichen Nahrungsmitteln aufhält.

Die beiden *Cartodere*-Arten gehören also zur vierten dieser Gruppen. Und zwar ist *C. filum* weitaus häufiger und nur aus diesem Grunde schädlicher als *C. filiformis.*

Die Nahrungsaufnahme der Käfer ist minimal, das hauptsächlich materialzerstörende Stadium ist die Larve. Eine Herabsetzung der Gärfähigkeit der Hefe durch den Fraß kommt nicht in Betracht; sie ist in den diätetischen Hefepräparaten durch den Trocknungsprozeß (bei 120°) ohnehin ganz oder fast ganz verloren gegangen, und in den verschiedenen Formen noch gärfähiger Hefeprodukte haben sich die Käfer überhaupt nicht gezeigt. Inwieweit aber die Trockenhefe durch den Fraß der Insekten gerade ihrer therapeutisch wirksamen Bestandteile (Vitamine, Eiweiß, Mineralsalze) beraubt wird, darüber wären noch Untersuchungen anzustellen. Ausschlaggebend ist jedenfalls, daß allein schon die „Verunreinigung" durch die Schädlinge die Fabrikate für ihren Zweck unbrauchbar macht.

Besonders schwer zu beantworten ist die praktisch wichtige Frage: Wie kommen die Käfer in das Material? Da das Trocknen der Hefe bei 120° vorgenommen wird, darf als feststehend angenommen werden, daß die Infektion erst jeweils nach diesem Prozeß erfolgen bezw. neuerdings erfolgen kann. Ein Eindringen von Käfern oder Käferbrut in die allseitig mit Papier verklebten, handelsüblichen Dosen ist normalerweise ebenfalls ausgeschlossen. Leicht dagegen findet eine Infektion statt, wenn das Papier am Deckelrand einmal aufgeschnitten ist und die Dose sich in wenigen Zentimetern (Larve!) oder auch in größerem (Käfer!) Abstand von befallenen Vorräten befindet.

Am 25. Februar 1927 erwarb ich mir eine Dose „Levurinose", die sogleich untersucht wurde und sich als schädlingsfrei erwies. Der Deckel wurde sodann wieder aufgesetzt, die Berührungsstelle von Deckelrand und Dosenrand aber nicht neuerdings mit Papier verklebt, und die Dose gemeinsam mit verschiedenen befallenen Hefepräparaten, von denen sie etwa 2 cm entfernt stand, aufbewahrt. Nach einem Jahr, am 9. Februar 1928, zeigte sich der Doseninhalt in seinem oberen, stark ausgetrockneten und zu gröberen Körnchen zusammengeballten Teil sehr beträchtlich von *Cartodere filum* besiedelt.

Für den Befall der Handelsware bleibt also nur die Zeit zwischen dem Trocknungsprozeß und dem Abschluß der in den Handel kommenden Dosen durch Verkleben mit Papier. Kausal bedingt ist die Ausbreitung der Infektion durch den schon beschriebenen Wandertrieb der Schädlinge in verschiedenen Lebensstadien.

* * *

In der angewandt-entomologischen Literatur finden *Cartodere*-Arten als Pflanzen- oder Vorratsschädlinge erst in neuester Zeit und spärlich Erwähnung.

In einem Bericht von Cooley (3) über das Insektenauftreten in Montana 1914 findet sich die Angabe: „75 sacks of a shipment of flour were found to be infested with *Calandra granaria* L., and a number of *Cartodere ruficollis* Marsh. were found in a sample of wheat."

Ein Bericht von Brèthes (2) über Käfer in Buenos Aires 1922 enthält lediglich die Angabe: „*Cartodere oeceticola* (und *Enicmus pampicola*) from the webs of *Oeceticus kirbyi* var. *platensis* Berg", interessiert uns hier also weiter nicht.

Henneberg (7) zählt in seinem Handbuch der Gärungsbakteriologie, II. Band, unter den tierischen Schädlingen der Gärungsbetriebe folgende Käfer auf: *Calandra granaria* und *oryzae*, *Silvanus frumentarius* (= *surinamensis*), *Tribolium ferrugineum*, *Laemophloeus ferrugineus*, *Tenebrio molitor*. Auf S. 334 sagt er: „Verf. beobachtete bisweilen einen kleinen Käfer, der sich in stark verschimmelten Räumen auf den Pilzmassen einfand, um die Sporen zu fressen. Mit Hilfe des Mikroskopes konnte man feststellen, daß nur die leeren Häute überblieben" und bemerkt (S. 351), daß der Name dieses „Schimmelkäfers" noch nicht festzustellen war. Die Wahrscheinlichkeit ist groß, daß es sich hier um eine unserer beiden *Cartodere*-Arten, jedenfalls um eine *Lathridiide* handelt.

Als Schädlinge angeführt werden *C. filum* und *filiformis* bei Zacher (19); nach seinen Angaben, auf welche ich im ökologischen Teil noch zurückkommen werde, befällt aber nur *filiformis* medizinische Hefepräparate. Auch in dem ersten von mir untersuchten Material, das von der Firma B nach Mailand gesandt worden war (siehe Einleitung), handelte es sich um *C. filiformis*, während in allen später untersuchten Hefepräparaten *C. filum* teils ausschließlich vorhanden war, teils stark überwog.

Bekämpfungsmaßnahmen.

Den Schädlingen förderlich sind: Trockenheit, Temperaturen von 20 bis 30°, Dunkelheit, Ruhe, Schlupfwinkel, rauhe Gefäßwände (in den Pappdosen geht das Anspinnen und Verpuppen leichter von statten).

Den Schädlingen abträglich sind: Feuchtigkeit, Temperaturextreme, Licht, Störung durch Schütteln usw., mangelnde Winkel und Kanten, glatte Gefäßwände (in den Blechdosen spinnen sich die Larven weniger leicht an).

Aus dieser Aufstellung ergeben sich gewisse Richtlinien für die Prophylaxe. Die Anwendung von Feuchtigkeit scheidet, da sie das Material unbrauchbar machen würde, von vornherein aus. Und trotzdem die Oberflächenbeschaffenheit der Pappdosen der Lebensweise des Schädlings mehr entgegenkommt als die der Weißblechdosen, werden doch beide ohne Unterschied, wie es scheint, befallen. Dagegen bleibt nach den bis-

herigen Feststellungen das in Tablettenform gepreßte und in Glasröhrchen in den Handel kommende Präparat von den Käfern frei.

In ausgedehntem Maße finden hohe Temperaturen zur Vertilgung von Vorratschädlingen Anwendung. Auch gegen *Cartodere filum* empfiehlt Zacher (l. c.) als Bekämpfungsmittel: „Erhitzen der befallenen Waren auf flachen Blechen (Kuchenblechen) oder in Trommeln auf 60° C für $^1/_2$ Stunde." Ich möchte der Industrie auch Versuche durch entsprechend langes Erhitzen der bereits verklebten, handelsfertigen Dosen empfehlen, wodurch allenfalls zwischen dem Trocknungsprozeß und der Verpackung in die Hefe geratene Infektionskeime abgetötet werden können. Ist die Käferentwicklung aber schon im Gange, so bleibt freilich auch nach der Vertilgung durch Hitze die „Verunreinigung" bestehen, und was für alle Nahrungsmittel gilt, gilt auch hier: einmal verseuchte Ware ist und bleibt für den Gebrauch verloren. Man wird die Vernichtung der Schädlinge und ihrer Brut in den Vorräten lediglich zur Verhütung weiterer Ausbreitung vorzunehmen haben.

Zu diesem Zweck ließ die eingangs erwähnte Firma Z im September 1924 ihre Bestände mit Blausäure durchgasen, mit dem Ergebnis, daß die Käfer und Milben restlos abgetötet wurden. Über die Wirkung des Verfahrens auf die Präparate selbst teilt die Fabrik mit: „Die der Vergasung ausgesetzte frische Bierhefe hat ihre optimale Gärfähigkeit behalten und vergor Traubenzuckerlösung mit genau der gleichen Geschwindigkeit wie die Kontrolle. Dagegen ist die Gärfähigkeit der Trockenhefe, die schon normalerweise durch den Trockenprozeß beeinträchtigt ist, durch die Vergasung fast vollständig erloschen: nach 24 Stunden hat normale Trockenhefe in Traubenzuckerlösung bis zum Teilstrich 1,7, der Durchgasung ausgesetzte dagegen nur bis Teilstrich 0,35 des Gärröhrchens Kohlensäure entwickelt." Der therapeutische Wert der Trockenhefe leidet aber nach den bisherigen Erfahrungen unter der Blausäurevergasung nicht.

Die Firma machte damals auch Versuche, ihrem Präparat Paraform zuzusetzen, und zwar in einem Gehalt von 1%, 2,5% und 5%. Die Käfer wurden dadurch zwar abgetötet, das Produkt war aber nicht mehr für inneren Gebrauch, sondern höchstens noch als Streupulver verwendbar.

Von den bis heute versuchten Bekämpfungsmitteln kommen also als erfolgreich in Betracht: das Erhitzen über 60° und das Blausäureverfahren.

* * *

Es sei an dieser Stelle ausdrücklich hervorgehoben, daß, soweit meine Informationen reichen, die von den Schädlingen betroffene Industrie alles getan hat, um die verseuchten Warenbestände aus den Drogengroßhandlungen und Apotheken zurückzufordern, zu vernichten und gegen frische Ware umzutauschen.

Zur Ökologie der Hefekäfer.

Übergang vom freilebenden Insekt zum Vorratsschädling.

Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß alle Insekten, die heute als Schädlinge in Pflanzenvorräten auftreten, ursprünglich an oder in wild wachsenden Pflanzen lebten und von diesen aktiv oder passiv auf die aufgespeicherten Vorräte übergingen, die einen neuen, ihren Lebensbedingungen besonders günstigen Lebensraum bedeuten. Ein instruktives Beispiel dafür, wie etwa holzzerstörende Insekten stufenweise den Wald verlassen und immer mehr das in menschlichen Wohnungen verarbeitete trockene Holz besiedeln, liefern die Anobien. Trägardh (17) sagt in seinen Anobiidenstudien über die überwiegend im Walde und die in unseren Häusern lebenden Nagekäfer: „Theoretisch betrachtet gibt es natürlich keine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Kategorien, denn es ist einleuchtend, daß sämtliche Nagekäfer aus dem Walde stammen, daß aber einige durch die Tätigkeit des Menschen ein Art Haustiere geworden sind und jedenfalls nunmehr weit leichter in unseren Häusern als im Walde zu finden sind."

Besonders weit dürfte insbesondere bei den Getreideinsekten die Anpassung an die durch den Menschen aufgestapelten Vorräte zurückreichen. In Ägypten gab es bereits im Alten Reich, also ungefähr 3000 Jahre vor Christi Geburt, ansehnliche Getreidespeicher in den Besitzungen der Vornehmen. Die Wandreliefs im Grabe des königlichen Oberbaumeisters Ti in Sakkara z. B., das aus der 5. Dynastie (2750—2625 v. Chr.) stammt, zeigen den Anbau des Weizens und seine Verwertung bereits in hoher Vollkommenheit, und Erman (5) gibt in seinem Buche über Ägypten eine ausführliche Darstellung der altägyptischen Kornspeicher, kegelförmiger Lehmgebäude von etwa 5 m Höhe und 2 m Durchmesser. Sie hatten ein Fensterchen oben, ein zweites auf halber Höhe oder unten am Boden. In das obere entleerten die Arbeiter von einer Leiter aus ihre Getreidesäcke, das untere, das zum Entnehmen des Getreides diente, blieb — schon der Mäuse wegen — für gewöhnlich verschlossen. Vielleicht gelingt einmal der Nachweis, daß auch die Speicherverwalter des Ti nicht nur unter Mäusen, sondern auch unter Getreideinsekten zu leiden hatten.

Und wo die moderne Nahrungs- und Heilmittelindustrie durch die Herstellung nährstoffreicher Präparate neue, gewissen Insekten besonders günstige Lebensräume schafft, wird sich auch in jüngster Zeit der Übergang bisher wirtschaftlich gleichgültiger Arten zur typischen Lebensweise des Vorratsschädlings mit allen ihren Symptomen (wie Seßhaftigkeit, starke Vermehrung, Anpassung der Generationsdauer usw.) verfolgen lassen. So scheint sich auch bei unseren beiden *Cartodere*-Arten erst in den letzten Jahrzehnten der Übergang vollzogen zu haben. Aus den Angaben über ihr Auftreten von den ersten Artbeschreibungen an seien folgende Daten genannt:

1827 teilt Gyllenhal (6) eine briefliche Angabe von Dejean über *C. filiformis* mit: „Habitat sub cortice arborum emortuarum rarius", und die weiterhin angegebenen Funde von Luingh und Wetterhall, Aspegrén und dem Verfasser selbst stammen nach der Formulierung der Notiz ebenfalls aus dem Freiland.

1850 berichtet Aubé (1) über die von ihm beschriebene Spezies *C. filum* „Cette espèce a été découverte par M. Guérin-Méneville qui l' a vu naître chez lui, dans un champignon d' Algérie." Also ebenfalls ein Freilandfund.

1874 sagt Redtenbacher (13): „Die Arten (der damaligen Gattung *Lathridius*) leben unter Auskehricht, bei schimmelnden Pflanzenstoffen und unter Baumrinden", und für *filiformis* gibt er an: „Sehr selten".

1886 findet sich bei Leunis-Ludwig (11) über die Gattung *Lathridius* die fast gleichlautende Angabe: „Unter Baumrinden, faulenden Pflanzenstoffen, Auskehricht usw."

Abgesehen von dieser knappen Andeutung „Unter Auskehricht" treten erst in unserem Jahrhundert bestimmtere Angaben über das Vorkommen der Käfer als Haus- bezw. Vorratsinsekten auf:

1911 macht Reitter (14) über die Familie *Lathridiidae* die allgemein biologische Angabe: „Die Lathridiinen leben an Schimmelpilzen, wenige (*Holoparamecus*) wurden unter Spezereiwaren gefunden. Einige bei Ameisen lebende Formen kommen bei uns nicht vor." Von *Cartodere filum* sagt er: „An finsteren Orten unter schimmelnden Pflanzenstoffen, in schimmelig gewordenen Herbarien usw., oft in Menge." Bei *C. filiformis* bemerkt er: „Unsere häufigste Art."

1913 findet sich bei Kuhnt (10) lediglich die Notiz: „An schimmeligen Pflanzenstoffen" (*filum*) und „Häufig" (*filiformis*). Von der Familie *Lathridiidae* wird gesagt: „Sie leben in moderigem Holze, an Schimmel und unter faulenden Pflanzen und Moos."

1916 wird in Schaufuß-Calwers (15) Käferbuch neben der Angabe, daß *Cartodere ruficollis* Marsh. in einem Storchnest gefunden wurde, von den hier einschlägigen Arten bemerkt: „*filiformis* Gyll. Europa (im Juli aus alten Efeuzweigen erzogen) und Nordamerika" und „*filum* Aubé Mitteleuropa, Algerien, Mexico (oft in Herbarien an schimmelnden Pflanzen)."

1919 macht Wolff (18) die Angabe: „Als ich auf der feuchten Tapete in der Nähe eines Wasserausgusses in meinem Laboratorium nach Lathridieren Umschau hielt, fand ich . . . in weit größerer Menge (als *C. ruficollis*) die schlanke *Cartodere filum* Aub."

1922 ist in „Brehms Tierleben", bearbeitet von Heymons (8), die Gattung *Cartodere* nicht namentlich aufgeführt, wohl aber das Auftreten verschiedener Lathridiiden in feuchten Wohnungen und Kellerräumen erwähnt, wo sie sich von dem feinen, die Wände überziehenden Pilzrasen ernähren.

1927 führt Zacher (19) beide Arten als Vorratsschädlinge und wenigstens die eine davon als Schädling der Hefepräparate auf: *C. filum* „tritt in Weizengrieß oft in großer Menge auf und kann dadurch sehr lästig werden; ich fand sie auch in Weizen, Mais und Roggen"; *C. filiformis* „befällt medizinische Hefepräparate und hat dadurch den Export empfindlich gestört".

Überblickt man diese allerdings nur spärlichen, hier chronologisch geordneten Angaben, so gewinnt die Annahme an Wahrscheinlichkeit, daß die Käfer in den 100 Jahren, in denen sie bekannt sind, von dem Leben an frei wachsenden Pilzen über verpilzte (verschimmelte) menschliche Wohnräume und Gegenstände zu dem Befall pilz(hefe-)haltiger Vorräte übergegangen sind. Gewiß vermögen sie sich auch von anderen Lebensmitteln, insbesondere Getreidefrüchten und den aus ihnen hergestellten Produkten, zu nähren; aber das Auftreten der auch im Freiland an Pilzen lebenden Käfer in den Hefepräparaten ist doch so charakteristisch, daß es mir berechtigt erscheint, für die beiden Arten (nach Analogie der Bezeichnung „Schimmelkäfer" für die *Cryptophagus*-Arten) den deutschen Namen „Hefekäfer" in die angewandte Entomologie einzuführen.

Kommensalen.

Eine Berechtigung zu der Bezeichnung „Hefekäfer" besteht allerdings erst dann, wenn nicht auch andere Käferarten in ähnlich ausgesprochener

Abb. 23. Milbe aus den Hefepräparaten (gez. mit Leitz Ok. 1, Obj. 2, Tub. 14 und auf $^1/_2$ verkleinert).

Abb. 24. Staublaus *Troctes divinatorius* aus den Hefepräparaten (gez. mit Leitz Ok. 1, Obj: 2, Tub. 14 und auf $^1/_2$ verkleinert).

Weise die Hefeprodukte befallen. Überwiegend in anderen Medien lebende Insekten können gewiß auch gelegentlich auf die Trockenhefe übergehen; nach Mitteilungen aus der Praxis, die ich allerdings nicht nachprüfen konnte, soll auch *Tenebrio molitor*, *Sitodrepa panicea* und ein „ganz kleines Insekt ganz anderer Art" in den Fabrikaten gefunden worden sein.

(Es sei hier auch erwähnt, daß die Mäuse eine große Vorliebe für die Trockenhefepräparate in den Trocken- und Lagerräumen zeigen; die Firmen schützen sich dagegen durch Aufbewahren des Trockenproduktes in Eisenblechtonnen.)

Ich selbst habe innerhalb mehr als 4 Jahren in den Hefepräparaten außer *Cartodere* nur einmal spärliche Reste zweier anderer, leider nicht mehr bestimmbarer Käferarten gefunden. In einer Dose war die Hefe

ferner neben *Cartodere* von einer Milbe besetzt; nach brieflicher Mitteilung des Herrn Pfarrer Kneissl in Oberalting handelt es sich in dem in Abb. 23 wiedergegebenen Objekt um eine jugendliche Gamaside, die vielleicht eine *nova species* darstellt. Endlich fand sich in einer Dose, in welcher die Hefe von besonders großen Mengen der abgestorbenen Käfer bedeckt war, die unter dem Namen „Staublaus" bekannte Psocide *Troctes (Liposcelis) divinatorius* Müll. (Abb. 24). Sie wurde zweifellos nicht von der Hefe, sondern von den vertrockneten Käferleichen angezogen.

Parasiten der zwei *Cartodere*-Arten habe ich in meinen Zuchten bisher nicht angetroffen.

Zusammenfassung.

1. In Präparaten aus getrockneter Bierhefe, welche therapeutisch-diätetischen Zwecken dienen, treten die beiden Käfer *Cartodere filum* Aubé und *C. filiformis* Gyll. als Schädlinge auf.

2. *C. filum* ist die weitaus häufigere und verbreitetere der beiden Arten.

3. Zwischen den beiden Arten bestehen zahlreiche, sie gut charakterisierende morphologische Unterschiede.

4. Die ausgeprägtesten Artmerkmale sind die Kopfform, der Bau der Antennen und die Skulptur des Halsschildes.

5. Die Größe von *C. filum* beträgt im Durchschnitt 1,48 mm, die von *C. filiformis* im Durchschnitt 1,30 mm.

6. Das zweite Flügelpaar fehlt; die Flügeldecken scheinen sich phylogenetisch im Zustand der beginnenden Verwachsung an der Naht zu befinden, worin *C. filum* (besonders im männlichen Geschlecht) bereits weiter fortgeschritten ist als *C. filiformis*.

7. Der äußere Unterschied der Geschlechter besteht lediglich in der etwas schlankeren Form und etwas geringeren Körpergröße des Männchens.

8. In der Copula sitzt das Männchen gleichgerichtet auf dem Weibchen.

9. Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus einem unpaaren „Uterus", ansehnlichen, an der Innenwandung bezotteten Ovidukten und jederseits einem runden, leicht abgeplatteten Eikelch, in welchen vier, gemeinsam von einer feinen Tunica umhüllte Eiröhren einmünden. Ein Receptaculum seminis scheint zu fehlen.

10. In den männlichen Geschlechtsorganen dominiert das ansehnliche, von einer schlauchartigen Hülle umgebene Penisgerüst; in den Ductus ejaculatorius mündet eine unpaare Anhangsdrüse und die paarigen, kurzen, von Drüsenschläuchen umgebenen Vasa deferentia ein, während die Hoden wieder zu einem unpaaren, traubigen Gebilde verwachsen sind.

11. Die Larve ist anfangs etwa 0,5 mm, in erwachsenem Zustand etwa 2 mm lang; die starke Kontraktilität des Abdomens schließt genaue Längenangaben aus.

12. Während des Larvenwachstums bleibt der Kopf an relativer Größe zurück und zeigt in der Seitenansicht auffallende Veränderungen.

13. Die Junglarve besitzt jederseits 3 einfache Augen. Bei der erwachsenen Larve können noch Pigmentflecke als Reste dieser Augen vorhanden sein, meist aber ist sie in ihrem letzten Stadium augenlos.

14. Bei der Bewegung verwendet die Larve das etwas ausgestülpte Darmende nachschieberartig.

15. Zur Verpuppung spinnt die Larve ihr Hinterende mit einem kleinen Gespinstpfropf auf der Unterlage fest und steht von dieser (ebenso wie auch die Puppe) in einem spitzen bis halbrechten Winkel ab.

16. Bei der Häutung zur Puppe streift sie ihre Haut gegen die Anheftungsstelle zurück. Diese Haut umgibt als weißlicher Ring dauernd das Hinterende der Puppe.

17. Die Puppe ist anfangs augenlos. Später tritt an der Stelle der künftigen Facettenaugen, und zwar an deren Innenseite, je ein deutlicher Pigmentfleck und außerhalb von diesem bis 24 kleine, unregelmäßige Pigmentpünktchen hervor, die später zu 14—16 regelmäßiger angeordneten Flecken (der Zahl der imaginalen Facetten entsprechend) zusammenfließen.

18. Die Puppe fällt leicht von ihrer Anspinnstelle ab, unter Zurücklassung des kleinen ringförmigen Gespinstpfropfes. Aus derartig abgefallenen Puppen schlüpfende Käfer verkümmern nicht unbedingt.

19. Die nach dem Ausschlüpfen des Käfers zurückbleibende Exuvie hat eine charakteristische Form: sie schrumpft zu einem dünnen, weißen Strang zusammen, der am oberen Ende die nicht geschrumpfte Kopfkapsel trägt.

20. Im Winter (untertags Zimmertemperatur) beträgt die Dauer des Larvenstandes ca. 2—3 Monate, die des Puppenstandes 2 Monate.

21. Die durchschnittliche Laufgeschwindigkeit der Käfer beträgt ca. 10 mm in 5 Sekunden, die der erwachsenen Larven 8 mm in einer Minute.

22. Negative Phototaxis ist bei der Imago weniger ausgeprägt als bei der Larve. Thigmotaxis ist bei beiden deutlich ausgeprägt.

23. Ein Wandertrieb, der der Ausbreitung der Schädlinge Vorschub leistet, scheint besonders bei den Käfern vor der Begattung und bei den Larven vor der Verpuppung aufzutreten.

24. Zu hungern vermögen die Käfer 6 Monate lang. Steht ihnen Nahrung zur Verfügung, so ist die Lebensdauer nicht erheblich länger. Entsprechend dieser individuellen Lebensdauer sterben in Zeitabständen von etwa $^1/_2$—1 Jahr die Käfer in den Vorräten ab; das Material bleibt aber von der Brut einer neuen Generation infiziert, die nach einiger Zeit unter der abgestorbenen auftritt.

25. Sowohl die Käfer als auch die Larven stellen sich auf gewisse mechanische Reize hin tot.

26. Das Verhältnis lebender und toter (eingetrockneter) Käfer in einem Befall läßt sich feststellen durch Einbringen in 96prozent. Alkohol: die

lebenden sinken sofort unter, die toten bleiben mehrere Stunden lang auf der Oberfläche.

27. In Lebensmitteln auftretende Insekten schaden teils durch direkte Materialzerstörung, teils durch „Verunreinigung". Die beiden *Cartodere*-Arten gehören in jene Gruppe, bei welcher die „Verunreinigung" den Fraßschaden überwiegt.

28. Eine Herabsetzung der Gärfähigkeit der Hefe kommt bei den Trockenhefepräparaten, in welchen *Cartodere* auftritt, nicht in Frage. Inwieweit die therapeutisch wichtigen Bestandteile der Hefeprodukte (Vitamine, Eiweiß, Mineralsalze) durch die Käfer zerstört werden, bedarf noch der Untersuchung.

29. Die Infektion der handelsüblichen Dosen kann nur in der Zeit zwischen dem Trocknungsprozeß (120°!) und dem Verkleben der Dosen mit Papier erfolgen.

30. Als Bekämpfungsmittel haben sich bewährt: Erhitzen über 60° C und Vergasen mit Blausäure (Zyklon).

31. Die beiden *Cartodere*-Arten sind wahrscheinlich während der letzten hundert Jahre vom Leben an frei wachsenden Pilzen über verpilzte (verschimmelte) menschliche Wohnräume und Gegenstände zu dem Befall der pilz(hefe-)haltigen Vorräte übergegangen.

32. Den beiden Arten kommt der deutsche Name „Hefekäfer" zu.

Literatur.

1. Aubé, Ch., Déscription de quelques insectes coléoptères appartenant a l'Europe et a l'Algérie. Ann. Soc. Ent. de France. 8. Bd. Paris 1850.
2. Brèthes, J., Descripción de varios coleopteros de Buenos Aires. An. Soc. Cient. Argentina XCIV. Buenos Aires 1922.
3. Cooley, R. A., 11. Annual Report of the State Entomologist of Montana. Montana Agr. Expt. Sta. Bozeman. Bull. XCVIII. Februar 1914.
4. Dingler, M., Die Hausinsekten und ihre Bekämpfung. Berlin 1925.
5. Erman, A., Ägypten und ägyptisches Leben im Altertum. Tübingen 1885.
6. Gyllenhal, L., Insecta Suecica. Classis I: Coleoptera sive Eleuterata. Bd. I. Teil 4. Leipzig 1827.
7. Henneberg, W., Handbuch der Gärungsbakteriologie. 2. Aufl. II. Bd. Spezielle Pilzkunde. Berlin 1926.
8. Heymons, R., Die Vielfüßler, Insekten und Spinnenkerfe. II. Bd. von „Brehms Tierleben". 4. Aufl. Leipzig 1922.
9. Janisch, E., Zur Bekämpfungsbiologie des Brotkäfers *Sitodrepa panicea* L. Arb. a. d. Biol. Reichsanst. f. L. u. F. Bd. XII. 1923.
10. Kuhnt, P., Illustrierte Bestimmungs-Tabellen der Käfer Deutschlands. Stuttgart 1913.
11. Ludwig, H., Leunis' Synopsis der Thierkunde. 2. Bd. Hannover 1886.
12. Mannerheim, C. G., Graf von, Monographie der Gattungen *Lathridius* und *Corticaria*. Germars Zeitschr. f. Entomologie. Bd. V. (Jahr?)
13. Redtenbacher, L., Fauna Austriaca. Die Käfer. 3. Aufl. I. Bd. Wien 1874.
14. Reitter, E., Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. 3. Bd. Stuttgart 1911.
15. Schaufuß, C., Calwers Käferbuch. 6. Aufl. I. Bd. Stuttgart 1916.
16. Schröder, Chr., Handbuch der Entomologie. Jena, seit 1912.

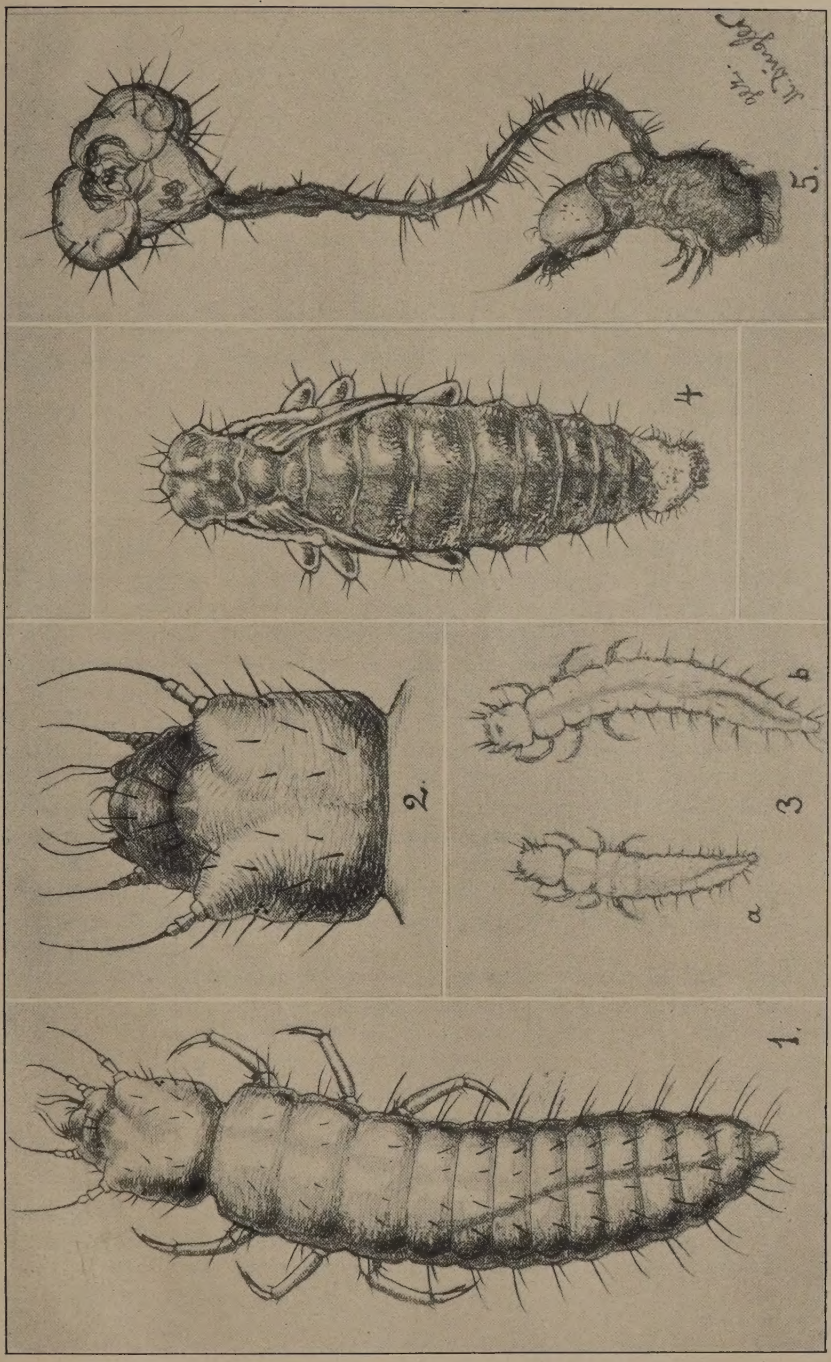
17. Trägårdh, I., Trägnagare-Studier. Meddel. från Statens Skogsförsöksanst. Heft 21. Nr. 8. Stockholm 1924.
18. Wolff, M., Über *Cartodere ruficollis* Marsh. und *Cartodere filum* Aub. (Col., Lathridiiden). Entomol. Jahrbuch. 28. Jahrg. Leipzig 1919.
19. Zacher, F., Die Vorrats-, Speicher- und Materialschädlinge und ihre Bekämpfung. Berlin 1927.

Tafelerklärung.

Cartodere filum: 1. Junge Larve (0,70 mm lang). 2. Kopf der gleichen Larve, stärker vergr. 3a und b Junglarven von 0,69 bezw. 1,00 mm Länge mit stark gestrecktem Abdomen. 4. Puppe, Rückenansicht (Leitz Obj. 2, Oc. 1, Tubus 14 cm). 5. Exuvie (letzte Larvenhaut + Puppenhaut) nach dem Ausschlüpfen des Käfers.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	189
Vorbemerkung	189
Material	189
Methode	191
Systematik	192
Stellung im System	192
Nomenklatur	192
Urbeschreibung der beiden Arten	192
Zur Morphologie	194
Körpergröße	194
Äußere Form der Imago	195
Tabellarische Übersicht über die morphologischen Unterschiede zwischen *C. filum* und *C. filiformis*	199
Fortpflanzung und Entwicklungsstände	200
Die Geschlechter	200
Larve	202
Puppe	205
Zur Lebensweise der beiden Arten	207
Bewegung	207
Ernährung	210
Lebensdauer	212
Schädlichkeit und Bekämpfung	214
Schaden	214
Bekämpfungsmaßnahmen	216
Zur Ökologie der Hefekäfer	218
Übergang vom freilebenden Insekt zum Vorratsschädling	218
Kommensalen	220
Zusammenfassung	221
Literatur	223
Tafelerklärung	224


5.
4
2.
3
b
a
1.

Antwort auf die Bemerkung von Dr. Cohn zu der Arbeit von Arnhart: Österreichischer Lärchenhonigtau, Lärchenmanna und Lärchenhonig.

Von

E. Elser, Bern-Liebefeld.

In Band XIII, Heft 2, S. 378 dieser Zeitschrift glaubt Dr. R. Cohn, Jerusalem, daß die von Arnhart gemachten Angaben über die chemische Seite der erwähnten Arbeit ungenügend seien. Leider hatte ich damals nicht Gelegenheit, den chemischen Teil zu bearbeiten. Da nun aber die Frage akut geworden ist, möchte ich nicht unterlassen, es hier nachzuholen, soweit es mein Laboratoriumsjournal erlaubt.

Die in Frage kommende Lärchenhoniganalyse führte ich am 18. Mai 1924 aus. Wie auch Herr Cohn angibt, wurde die Arbeit von Zemplen und Braun über die Konstitution der Melecitose erst im Jahre 1926 (Bd. 59, S. 2230) vollständig abgeklärt. Es war mir somit damals leider gar nicht möglich, die richtige Zusammensetzung der Melecitose zu kennen.

Was die Bestimmung der Melecitose anbetrifft, arbeitete ich bei der Gewinnung der Invertase nach den Vorschriften von Rosenthaler (Grundzüge der chemischen Pflanzenuntersuchung, S. 15). Man geht dabei von frischer Bäckerhefe aus.

Die Zuckerbestimmungen wurden in üblicher Weise nach dem Verfahren von Fellenberg ausgeführt. (Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz 1925. Beiträge zur quantitativen Honiguntersuchung von E. Elser.) Es wurden vorerst folgende Zucker bestimmt:

1. durch direkte Reduktion der Invertzucker,
2. durch schwache Inversion Invertzucker + Rohrzucker,
3. durch starke Inversion Invertzucker + Rohrzucker + Dextrin.

Aus der Differenz läßt sich jeweils der Rohrzucker und das Dextrin bestimmen. Ist nun Melecitose vorhanden, wird sie bei der schwachen Inversion mit dem Rohrzucker in seine Bestandteile zerlegt. In diesem Falle würde durch die schwache Inversion Invertzucker + Rohrzucker + Melecitose ermittelt.

Nun sagt Herr Cohn ganz richtig, daß das Invertin nur den Rohrzucker spalte. Lassen wir somit Invertin auf die Honiglösung einwirken, erhalten wir bei der Bestimmung des direkt reduzierenden Zuckers: Invertzucker + Rohrzucker.

Wir haben somit Werte:

1. für den Invertzucker,
2. für Invertzucker + Rohrzucker,
3. für Invertzucker + Rohrzucker + Melecitose,
4. für Invertzucker + Rohrzucker + Melecitose + Dextrin.

Aus den erhaltenen Differenzen läßt sich auch die Melecitose leicht berechnen.

Eine Fällung der Melecitose im Honig durch abs. Alkohol wird dadurch unmöglich gemacht, daß das Dextrin mit ausgefällt wird. Auch der qualitative Nachweis wird durch das Gewirr von Kohlehydraten illusorisch.